

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Botanika



Bc. Alina Veverková

Lesní vegetace Českého krasu mezi režimy tradičního hospodaření a
novodobou ochranou

Forest vegetation in the Bohemian Karst between traditional management and
modern conservation

Diplomová práce

Školitel: Mgr. MgA. Radim Hédľ Ph.D.

Konzultant: Mgr. Martin Kopecký

Praha, 2013

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 15. 8. 2013

Podpis:

Poděkování

Za pomoc, cenné rady a trpělivost děkuji svému školiteli Radimu Hédlovi.

Za pomoc se statistickými metodami a mnohé další rady děkuji Martinovi Kopeckému.

Za poskytnutí digitalizovaných dobových map Českého krasu děkuji Janě Müllerové.

Za podporu a trpělivost děkuji své rodině, příteli a kamarádům.

Za sdílení cenných zkušeností, zábavu, porozumění a botanické souznění děkuji spolužákům z oddělení geobotaniky a z celé Přírodovědecké fakulty.

Za několikanásobné objevení toho, že zkratky jsou cesty delší a o to horší, děkuji přístroji GPS.

Za první stádium boreliózy moc neděkuji klíšťákům z CHKO ☺

Výzkum probíhal v rámci grantového projektu „Nížinné lesy v perspektivě historického vývoje“, projekt č. IAA600050812, doba řešení 2008-2012. Poskytovatelem byla Grantová agentura Akademie věd ČR, příjemcem podpory byl Botanický ústav AV ČR, v. v. i.

Abstrakt

Vegetace bylinného patra temperátních lesů prochází v posledních desetiletích rozsáhlými změnami dokumentovanými z různých oblastí Evropy a Severní Ameriky. V lesích nižších nadmořských výšek dlouhodobě ovlivňovaných člověkem, tzv. nížinných lesích, jsou za hlavní faktory změn považovány změna tradičního hospodaření a depozice dusíkatých sloučenin, v některých územích také vliv zvěře. V této práci byly studovány změny vegetace bylinného patra v polopřirozených lesích Chráněné krajinné oblasti Český kras, kde nejvýraznější změnou prostředí byl přechod od historicky převládajícího pařezinového hospodaření k pěstování vysokého lesa. Od pařezinového způsobu hospodaření se zcela upustilo kolem poloviny 20. století. Výzkum probíhal metodikou opakování fytoecologických snímků na nepřesně lokalizovaných plochách, pocházejících právě z poloviny 20. století. Jako metodická otázka práce bylo posouzení možné chyby ve výsledcích vlivem nepřesné lokalizace opakovaných snímků. Zachycené změny vegetace jsou v mnohém v souladu s jinde pozorovanými trendy. Podmínky prostředí se posunuly směrem k více stinným a živinově bohatším lesům. Složení vegetace se změnilo ve prospěch druhů pozdní sukcese – přibýly stínomilné a nitrofilní druhy rostlin. Pozorován byl mírný pokles celkové diverzity a zvýšení alfa-diverzity na plochách. Došlo k obměně části druhového složení a poklesu beta-diverzity interpretovaného jako biotická homogenizace vegetace. Z metodického hlediska se ukázalo, že chyba daná nepřesnou lokalizací ploch byla zanedbatelná vzhledem k detekované časové změně. Opakované nepřesně lokalizované plochy jsou vhodným nástrojem ke zjištění časových změn ve vegetaci.

Abstract

Forest understory vegetation in lowland woodlands is coming through systematical changes, which are documented from many regions. Abandonment of traditional coppicing management, nitrogen deposition and effect of high game densities in some regions are considered to be the main key drivers. Changes of seminatural woodland in protected area of Bohemian Karst were studied in this research. The abandonment of traditional management is probably the biggest environmental change in this area. Original data, semi-permanent plots with phytosociological relevés, were surveyed shortly after the last coppicing in the half of twentieth century. These plots were now re-visited. Partial task was to evaluate how important relocation accuracy is. Discovered changes have similar trends as in other lowland woodlands. After abandonment of coppicing, site conditions changed towards more shade and nutrient rich sites. Vegetation shifted to species assemblages of late succession dominated by shade-adapted and nutrient-demanding species. Slight decrease in gamma-diversity, increase in alpha-diversity and decrease of beta-diversity indicated taxonomic homogenization was recorded. Re-visiting of semi-permanent plots was evaluated as appropriate tool for this type of research. Spatial heterogeneity is partly affecting temporal change, but main trends are still well detectable.

Obsah

1.Úvod.....	7
1.1.Charakteristika nížinných lesů	8
1.2.Změny prostředí nížinných lesů a důsledky pro vegetaci	8
1.2.1.Lesní hospodaření	9
1.2.2.Ekologické důsledky změny režimu hospodaření.....	11
1.2.3.Atmosférická depozice sloučenin	13
1.2.4.Ekologické důsledky eutrofizace a acidifikace	13
1.2.5.Přemnožení kopytníků	14
1.2.6.Biologické invaze.....	14
1.2.7.Klimatická změna.....	15
1.2.8.Změny druhového bohatství a homogenizace vegetace.....	15
1.2.9.Vlastnosti druhů	16
1.3.Metody výzkumu dynamiky vegetace v čase.....	17
1.3.1.Metoda opakovaných vegetačních ploch	18
1.4.Vlastní práce.....	20
1.4.1.Cíle DP	21
2.Metodika	22
2.1.Charakteristika studovaného území	22
2.1.1.Geologie, pedologie	22
2.1.2.Klimatické poměry.....	23
2.1.3.Krajinný pokryv a vegetace	23
2.1.4.Antropogenní vlivy a historie lesního hospodaření	24
2.2.Opakované snímkování.....	25
2.2.1.Referenční data.....	25
2.2.2.Výběr a lokalizace ploch.....	25
2.2.3.Terénní sběr dat.....	27
2.2.4.Editace vegetačních dat.....	28
2.2.5.Analýza dat.....	29
2.2.5.1.Celková změna vegetace	29
2.2.5.2.Změna druhového složení.....	30
2.2.5.3.Změna diverzity.....	30
2.2.5.4.Změna podmínek prostředí podle funkčních vlastností druhů	31
2.2.5.5.Změna podmínek prostředí podle Ellenbergových indikačních hodnot	34
2.3.Vliv nepřesné lokalizace ploch	34
2.3.1.Výběr ploch a sběr dat.....	34
2.3.2.Analýza dat.....	36
3.Výsledky	38
3.1.Změna vegetace.....	38
3.1.1.Celková změna vegetace	38
3.1.2.Změna diverzity	42
3.1.3.Změna druhového složení vegetace	45
3.1.4.Změna podmínek prostředí podle funkčních vlastností	49
3.1.5.Změna podmínek prostředí podle EIH.....	51
3.2.Vliv nepřesné lokalizace ploch	51
4.Diskuse	54
4.1.Metodické vlivy	54

4.1.1. Výběr území a referenčních dat	54
4.1.2. Zdroje zkreslení při opakovaném snímkování	55
4.1.3. Vliv nepřesné lokalizace snímků na pozorovanou změnu	57
4.2. Změny vegetace a prostředí	58
4.2.1. Celková změna vegetace	58
4.2.2. Změna diverzity	59
4.2.3. Změna druhového složení	60
4.2.4. Změna podmínek prostředí	62
4.2.5. Důsledky pro management	63
5. Závěr.....	65
6. Seznam literatury	67
7. Přílohy	77
Seznam příloh.....	77

1. Úvod

Změny vegetace na různých škálách můžeme pozorovat v mnoha terestrických ekosystémech na celé Zemi. Jejich rozsah a rychlost jsou velmi rozmanité. Některé změny jsou součástí krátkodobých, dlouhodobých či cyklických přírodních procesů, některé jsou přímým nebo nepřímým důsledkem činnosti člověka. Výsledná podoba ekosystémů na Zemi je pak výsledkem souhry všech zasahujících faktorů (Begon *et al.* 1997). V dnešní době roste uvědomění toho, že lidská společnost velmi zasahuje do přírodních procesů, proto se pozornost zaměřuje především na změny způsobené člověkem, jejichž příčiny nejsou vždy přímo patrné (Primack *et al.* 2001). Poznáváním a sledováním změn v přírodě a vkládáním poznatků do širších souvislostí, můžeme pochopit probíhající procesy a jejich příčiny a poté případně zvolit vhodné strategie managementu a ochrany zájmových území (Hierl *et al.* 2008).

Tato práce je zaměřena na výzkum dlouhodobé změny vegetace bylinného patra nížinných lesů. Systematické změny jsou dokumentovány z různých oblastí opadavých temperátních lesů (von Oheimb & Brunet 2007; Verheyen *et al.* 2012). Mnohé studie zmiňují potřebu dalších výzkumů a odhalení regionálních specifik a procesů, které lze následně využít pro obecné interpretace trendů (Decocq *et al.* 2005; Baeten *et al.* 2009; Verheyen *et al.* 2012). Zájmovým ekosystémem jsou v tomto případě polopřirozené lesy v Chráněné krajinné oblasti Český kras.

Mnohé vegetační změny jsou zachytitelné pouze prostřednictvím dlouhodobého srovnání, jehož omezení spočívá především ve srovnatelnosti dat. Vhodným přístupem k záznamu dlouhodobých změn vegetace je zopakování historických vegetačních snímků (Hédl 2005). V tomto případě je využito studie Věroslava Samka, která zachycuje podobu lesních společenstev Českého krasu v 50. letech 20. století (Samek 1964). Hlavním motivem bylo studium trendů změn vegetace a prostředí, ke kterým došlo ve druhé polovině 20. století po upuštění od dlouhodobě aplikovaného pařezinového hospodaření.

Součástí práce je i metodická otázka po vlivu nepřesné lokalizace opakovaných snímků, tedy do jaké míry zkresluje prostorová heterogenita vegetace zkoumanou časovou změnu. Existuje poměrně málo studií opakujících historické vegetační plochy, které tento vliv zkoumají. Proto je vhodné se tomuto tématu ještě více věnovat (Ross *et al.* 2010).

1.1. Charakteristika nížinných lesů

Neformální definice nížinných lesů vychází z předpokladů zeměpisné šířky a nadmořské výšky. Jedná se o lesní ekosystémy mírného pásu s těžištěm výskytu na severní polokouli. V rámci Evropy je rozšíření nížinných lesů v pásu od Atlantického oceánu až po Ural s výjimkou mediteránu a většiny Skandinávie do nadmořské výšky zhruba 500 m n. m. (Rackham 2006). Těžištěm výzkumů nížinných lesů jsou polopřirozené lesní celky, jejichž podoba byla formována přibližně od neolitu hospodařením a dalšími antropogenními vlivy (Peterken 1993; Rackham 2006). Na rozdíl od převážně jehličnatých hospodářských monokultur vzniklých v 19. a 20. století, polopřirozené nížinné lesy dobře reflektují podmínky prostředí (Gilliam 2007).

Výskyt a podoba těchto lesů byla a je člověkem velmi ovlivňována. Působení antropogenních vlivů na nížinné lesy sahá několik století až tisíciletí do minulosti a týká se většiny těchto lesů. Lidský faktor výrazně přispěl k vytvoření velmi komplexních a přírodně hodnotných území (Barbier *et al.* 2008; Hédli *et al.* 2010). Běžnými způsoby tradičního hospodaření bylo, alespoň ve střední Evropě, pařezení založené na cyklickém ořezávání pařezových výmladků, osekávání větví na letninu a pastva dobytka v dnes již zaniklých pastevních lesích (Szabó 2010). Společnou dlouhodobou interakcí se utvářel ekosystém složený z druhů vázaných na specifické podmínky vytvářené managementem. Charakteristické druhy rostlin pro tyto lesy jsou druhy adaptované na časté periodické otevírání stromového zápoje. Často jsou druhy nížinných lesů vzácné a ochránářsky zajímavé taxony rostlin (Decocq *et al.* 2005; Rackham 2008), ale i bezobratlých (Konvička *et al.* 2007; Spitzer *et al.* 2008; Vodka *et al.* 2008).

1.2. Změny prostředí nížinných lesů a důsledky pro vegetaci

V evropských nížinných lesích zaznamenáváme od poloviny dvacátého století rozsáhlé změny, především v bylinném patře. Za největší motor je v současnosti považován lesnický management (Falkengren-Grerup 1995; Baeten *et al.* 2009; Verheyen *et al.* 2012). Současné však působí i další faktory, které přispívají k celkovým změnám – atmosférické depozice sloučenin, přemnožení kopytníků, destrukce a fragmentace stanovišť, klimatická změna, stále se zvyšující globalizace a s tím související snadnější šíření nepůvodních druhů, nemocí a škůdců rostlin (Bobbink *et al.* 1998; Taverna *et al.* 2005). Přehled faktorů, které mění podobu nížinných lesů z pohledu ochrany přírody, sestavil Rackham (2008).

Trendy změn vykazují určité shodné znaky napříč Evropou. Mezi nejvíce probádaná území patří jižní Skandinávie (např.: Falkengren-Grerup 1995; von Oheimb & Brunet 2007) a střední Evropa (např. Hédli 2004; Decocq *et al.* 2005; Jamrichová *et al.* 2013). Znalost trendů změn v těchto oblastech souvisí s dostupností starých dat, ze kterých je možno při výzkumu vycházet. Problematika výzkumu dynamiky vegetace bude více rozvedena v kap. 1.3.

V následující literární rešerši budou rozebrány faktory, které na lesní vegetaci působí, a jejich důsledky na podobu společenstev s důrazem na změnu režimu hospodaření jakožto klíčovým faktorem. Je třeba si však uvědomit, že ačkoliv jsou zde hybné síly změn uvedeny více či méně odděleně, v reálu často působí souběžně a vzájemně provázaně.

1.2.1. Lesní hospodaření

V nížinných oblastech na území ČR, ale i v jiných částech evropského území – ve střední Evropě, Skandinávii, Velké Británii, balkánských zemích, ale i v mediteránu, se po staletí až tisíciletí hospodařilo s lesy pomocí pařezení (Barkham 1992; Peterken 1993; Debussche *et al.* 2001; Decocq *et al.* 2005; Rackham 2006). Tento tradiční postup spočívá v pravidelném seřezávání kmenů dřevin a spoléháním na jejich výmladkovou schopnost. Z pařezů nebo z kořenových systémů pak vyrážejí nové výhonky tvořící kmenové shluky, geneticky identické polykormony. Tyto cílené disturbance podpořily určité druhy dřevin, které jsou schopné se vegetativně rozmnožovat a znovu obrážet. Na našem území jsou to především lípa, habr, jasan, jilm a dub (Hédli & Szabó 2010). Buk v našich podmínkách pravidelné seřezávání nesnese, avšak na jiných územích, například v Rumunsku nebo Itálii, jsou bukové pařeziny časté (Bartha *et al.* 2008).

V pařezinách byly časté výstavky, tedy vzrostlé stromy vyklíčené ze semen, které měly rovný kmen a proto byly zužitkovány především jako stavební materiál. Během posledních staletí se v rámci střední Evropy jejich četnost postupně navyšovala (Decocq *et al.* 2005; Szabó 2010). Výstavky jsou v bývalých pařezinách stále dobře rozpoznatelné svým vzrůstem a rozložitým tvarem koruny, který říká, že stromy rostly v nezapojeném lese bez konkurence o přístup ke světlu.

Pařezení se provádělo v různě dlouhých obmýtních cyklech podle regionu a období od pěti do čtyřiceti let (Peterken 1993). Je známo, že od dob pozdního středověku do poloviny dvacátého století se doba obmýtní postupně prodlužovala (Szabó 2010). Míra intenzity byla řízena souhrou socioekonomických, politických, technologických, přírodních a kulturních faktorů (Bürgi *et al.* 2004). Dřevo se využívalo především jako palivo a bylo významným

obchodním artiklem, jehož spotřeba se v průběhu času měnila a s ním i intenzita hospodaření (Szabó 2010).

V dřívějších dobách se také les hojně využíval jako zdroj potravy a steliva pro dobytek. Lámaly se olistěné větve stromů na krmivo a stelivo se získávalo vyhrabáváním opadanky. Přímo v lesích se pásala stáda dobytka, jejichž pohyb byl hlídán a omezován na místa, kde už pařezina byla odrostlejší (Peterken 1993). Tento tradiční management byl tedy relativně intenzivní a snahou bylo využít z lesní produkce co nejvíce (Hédl & Szabó 2010). Pařezinové lesy byly tvořeny mozaikou různě starých porostů a tvořily velmi heterogenní prostředí s různými a v čase se cyklicky opakujícími ekologickými podmínkami, více v kap. 1.2.2.

Od počátku dvacátého století a hlavně po druhé světové válce se hospodaření s lesem zásadně změnilo, a to na celém evropském území. Změna vycházela ze změny lesnické ideologie a politiky, která se začala uplatňovat od devatenáctého století (Rackham 2006; na území Českého krasu viz Novák & Tlapák 1974). Od intenzivního managementu s krátkým obmýtím se nízké lesy začaly postupně převádět na lesy vysokokmenné (Debussche *et al.* 2001; Baeten *et al.* 2009; Kopecký *et al.* 2013). Pařeziny byly buď nahrazeny nově vysázeným lesem, anebo postupně převedeny na vysoký les se zapojenými korunami (Obr. 1). Dřívější jemná mozaika různě starých porostů se změnila na homogenní stejnověký les s odlišnými ekologickými podmínkami (Wiegmann & Waller 2006; Van Calster *et al.* 2007). Často bylo redukováno či úplně změněno původní druhové složení stromového patra (Decocq *et al.* 2005). Upustilo se také od lesní pastvy dobytka (Falkengren-Grerup 1995; Brunet *et al.* 1997). Dnešní pařeziny jsou pouze fragmenty minimálního rozsahu dřívější hlavní metody managementu a jsou udržovány jen na některých územích především pro účely ochrany přírody (Peterken 1993; Rackham 2006).

Jedním z podstatných lidských vlivů, které způsobují změnu vegetace, je prohlášení určitých oblastí za chráněná území s různými stupni intenzity hospodaření. Na většině bývalých pařezin, které jsou nyní součástí rezervací, je častý více či méně bezzásahový management a převedení na vysoký les. Pařezení totiž v posledních dekádách nebylo považováno jako žádoucí režim hospodaření pro ochranné účely (Szabó 2010).

Dalším vlivem je změna nástrojů lesníků. Nynější používání těžké lesnické techniky způsobuje postupné udusávání půdy a tedy změnu půdních podmínek. Některé druhy mohou být na udusání půdy citlivé, například *Anemone nemorosa* (Shirreffs 1985).

S lesním managementem souvisí i fragmentace a celkové zmenšení plochy lesa, které jsou patrné napříč kontinenty. Jedná se hlavně o rozšiřování ploch se zemědělskou půdou (Rackham 2008).



Obr. 1: Bývalá pařezina na Kodě u Tetína. Uprostřed je patrný habrový polykormon (foto autorka).

1.2.2. Ekologické důsledky změny režimu hospodaření

S přechodem od tradičních metod hospodaření k pěstování vysokého lesa se v lesním podrostu změnilы světelné, půdní a mikroklimatické podmínky. Během pařezení se v podrostu cyklicky měnily světelné poměry, které postupně vytvořily vhodné prostředí pro různé skupiny druhů (Ash & Barkham 1976; Mason & Macdonald 2002; Decocq *et al.* 2005; Van Calster *et al.* 2008). Převodem na vysoký les se zapojenými korunami se omezil přístup slunečního záření do podrostu. Celkový větší zástín způsobuje změnu pokryvností druhů a celkového druhového složení podrostu (Baeten *et al.* 2009; Kopecký *et al.* 2013). Podporovány jsou druhy stínomilné a zástín tolerující (von Oheimb & Brunet 2007; Corney *et al.* 2008; Rogers *et al.* 2008; Verheyen *et al.* 2012). Studie využívající Ellenbergových indikačních hodnot vykazují stejný trend, v čase se EIH pro světlo snižují (Keith *et al.* 2009; Kopecký *et al.* 2013). Druhy keřů netolerující větší zastínění také mohou ubývat (Verheyen *et al.* 2012).

Se zapojením korun se mění i vlhkostní poměry. Výsledky studií již nevykazují tak jednoznačný trend jako je tomu v případě změny světelných podmínek. V některých případech vlhkost vzrůstá, pravděpodobně protože stromové koruny brání evapotranspiraci z podrostu (Decocq *et al.* 2005; Van Calster *et al.* 2007), v jiných se nemění (Keith *et al.* 2009), v některých je zaznamenán pokles (Lameire *et al.* 2000; von Oheimb & Brunet 2007). Pokles vlhkosti je vztahován k snižující se hladině podzemní vody v daných územích. Změna vlhkostních poměrů může částečně souviset i s nynějším používáním těžké lesnické techniky a udusáváním půdy, tento vliv ale zatím není u lesů detailně prozkoumán.

Změna hospodářského režimu se projevuje i ve změně chemismu půdy. V půdě pařezaných lesů je vyšší koncentrace prvků Ca, K a Mg a vyšší hodnoty pH (Hölscher *et al.* 2001). Pokles intenzity managementu znamená obecně pokles odebírané biomasy. Ve vysokých lesích je oproti pařezinám naakumulovaná silnější humusová vrstva s organickou hmotou a v prostředí dochází k postupné eutrofizaci (Dzwonko & Gawroński 2002). S tím souvisí i proces okyselení půd. Oba uvedené děje, eutrofizace a acidifikace prostředí, budou více rozebrány v kap. 1.2.4.

Na podrost působí stromové patro i svým druhovým složením. Různé druhy ovlivňují různou mírou světelné podmínky, mocnost humusové vrstvy a rychlost její dekompozice (Barbier *et al.* 2008). Důsledkem sukcesních změn, nebo selektivního managementu začaly ve stromovém patře převládat druhy, jejichž koruny propouští jen omezené množství světla, například *Fagus sylvatica* nebo *Acer pseudoplatanus* (von Oheimb & Brunet 2007). Opad některých druhů může také měnit půdní reakci a/nebo přispívat k eutrofizaci prostředí. V lesích se zvyšuje zastoupení druhů dřevin vyžadujících větší množství živin v půdě, například *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*, *A. pseudoplatanus* (Dzwonko & Gawroński 2002; Hofmeister *et al.* 2004). Opad těchto druhů podléhá rychlé dekompozici, a tím přispívá k další eutrofizaci půdy. Vytváří se tedy pozitivní zpětná vazba mezi půdní chemickou charakteristikou a druhovou skladbou dřevin (Hofmeister *et al.* 2004), více v kap. 1.2.4.

Změna ekologických podmínek v podrostu může vegetaci ovlivňovat i nepřímo přes biotické interakce s dalšími organismy. S jinými podmínkami se mění i fungování společenstev půdních bakterií a mikroorganismů, které mají vliv na obsah živin v půdě, porozitu, obsah vody, kyslíku aj. (Falkengren-Grerup 1995).

1.2.3. Atmosférická depozice sloučenin

Atmosférická depozice sloučenin se během posledního půlstoletí stala významným faktorem měnícím podmínky prostředí. Vlivem činnosti člověka se do atmosféry dostávají různé chemické sloučeniny. Některé z nich zvyšují produktivitu ekosystémů, jiné způsobují stresové a limitující prostředí. S ohledem na vegetaci jsou důležité především polutanty a sloučeniny způsobující acidifikaci a eutrofizaci půdních substrátů (Cowling 1989; Falkengren-Grerup 1995). Na lesní vegetaci může mít depozice sloučenin z atmosféry větší efekt, než na jiné typy vegetace díky velké zachycovací schopnosti stromových korun. Míra depozice závisí na topografii terénu, vertikální struktuře lesa, druhovém složení porostu a indexu listové plochy (Erisman & Draaijers 2003; Hédľ *et al.* 2011). Hlavně také záleží na geografické poloze – v různých regionech je míra zatížení atmosférickou depozicí různá (Falkengren-Grerup 1995; Bobbink *et al.* 1998).

Eutrofizaci prostředí způsobují především sloučeniny dusíku. Od poloviny dvacátého století se depozice těchto sloučenin zdvojnásobila, a předpokládá se, že bude stále růst (Dentener *et al.* 2006). Dusíkaté sloučeniny zvyšují úživnost prostředí a mají vliv i na snižování pH půdy a zvyšují náchylnost druhů ke stresovým faktorům (Bobbink *et al.* 1998; Dentener *et al.* 2006).

Acidifikace způsobená člověkem ovlivňuje rozsáhlá území terestrických i vodních ekosystémů (Likens *et al.* 1996). Roli zde hrají dva typy sloučenin. Prvním z nich jsou kyselé deště, či kyselé mlhy, jejichž kyselost způsobuje oxid siřičitý, který se do atmosféry dostává z průmyslových emisí. Nejvyšší hodnoty SO₂ v atmosféře byly v druhé polovině dvacátého století, od devadesátých let se začaly hodnoty SO₂ v atmosféře snižovat díky odsiřování průmyslu (Kopáček & Veselý 2005; Hédľ *et al.* 2011). Druhým typem sloučenin, který přispívá k acidifikaci prostředí, jsou již výše zmíněné sloučeniny dusíku.

Acidifikace půdy se projevuje změnou půdního pH, změnou v rozpustnosti dalších prvků, vytěsněním kationů z půdních komplexů (Porębska *et al.* 2008) a změnami distribuce volného hliníku (Borůvka *et al.* 2005).

1.2.4. Ekologické důsledky eutrofizace a acidifikace

Eutrofizace a acidifikace prostředí jsou jevy, které od sebe nelze zcela oddělit. Začaly v ekosystémech působit současně a provázaně a jsou vzájemně korelované (Diekmann & Dupré 1997). Zvýšený přísun živin, především dusíku, se ve vegetaci projevuje změnami pokryvnosti a výskytu jednotlivých druhů (Falkengren-Grerup 1995). Zvyšuje se abundance nitrofilních indikátorů a naopak ubývají druhy citlivé na větší množství dusíku

(von Oheimb & Brunet 2007; Verheyen *et al.* 2012). Ellenbergovy indikační hodnoty vykazují stejný trend, v čase EIH pro živiny narůstají (Lameire *et al.* 2000; Hédla *et al.* 2010; Kopecký *et al.* 2013). Zvýšené množství dusíku v prostředí má vliv na vegetaci pokud nejsou limitující jiné prvky (například fosfor – Hofmeister *et al.* 2002, 2009).

V literatuře není evidován jasný trend pro vzrůst kyselomilných indikátorů. Roli zde hraje fakt, že acidifikace působí odlišně v různých podmínkách. Na půdách s přirozeně vysokým pH je pufrční kapacita velká a okyselení prostředí se na vegetaci projeví méně a pomaleji než na půdách přirozeně kyselých (Thimonier *et al.* 1994). Výzkumy změn EIH pro půdní reakci tyto poznatky doplňují. V studiích zkoumající změnu v čase se EIH nemění na místech s přirozeně vysokým pH. Příkladem je oblast Děvína s vápencovým podložím (Kopecký *et al.* 2013). A naopak, v některých oblastech se EIH pro půdní reakci snižují (tj. ubývá indikátorů bazických půd) – např. v horských bučinách Rychlebských hor (Hédla 2004).

S působením atmosférických depozic se prolíná vliv stárnutí lesa. Vliv acidifikace na vegetaci se během sukcese může vytrácet. Tento trend může být artefakt toho, že rostliny tolerující nízké pH jsou často světlomilné a z podrostu zmizí díky většímu zastínění, ne jako odezva na zvýšení pH (Corney *et al.* 2008).

1.2.5. Přemnožení kopytníků

Díky vyhubení přirozených predátorů a díky mysliveckému managementu se v Evropě výrazně zvýšily stavy vysoké zvěře. Okusem a sešlapem ovlivňují vegetaci ve prospěch druhů, které jsou na pastvu přizpůsobené. Jsou to především různé graminoidy – trávy a ostřice (Debussche *et al.* 2001; Wiegmann & Waller 2006). V některých studiích je zvěř považována za hlavní faktor způsobující změnu v lesních společenstvech, především snižování druhové diverzity (Chytrý & Danihelka 1993; Rooney *et al.* 2004; Taverna *et al.* 2005). Ve studii Hédla *et al.* (2010) z obory Milovického lesa je nicméně vyslovena domněnka, že vysoká zvěř na dané lokalitě zamezuje zmlazování dřevin a tím zpomaluje proces zarůstání a biotické homogenizace.

1.2.6. Biologické invaze

Samostatný vliv na vegetaci mohou mít biologické invaze druhů. Nepůvodní druhy se díky celosvětové globalizaci záměrně či nezáměrně šíří na nová území. Z celkového počtu introdukcí se pouze malá část změní na úspěšné invaze. Jejich efekt bývá v různé míře zásadní pro původní druhy a společenstva. Výhodou nového druhu může být nepřítomnost

přirozených predátorů a jiná konkurenční strategie, která jej zvýhodňuje nad původní druhy. Invazní druhy mohou ovlivňovat vegetaci kompeticí, patogenitou nebo parazitismem.

Co se invazních druhů rostlin týká, vliv invazí je na evropském kontinentu menší než v jiných srovnatelných územích a výrazně zde ve velkém nepřetváří podobu a fungování společenstev. V některých studiích z Ameriky tvoří nyní nepůvodní druhy rostlin nezanedbatelnou součást lesních ekosystémů (Wiegmann & Waller 2006; Rogers *et al.* 2008), z evropského kontinentu jsou však podobné případy vzácné. V našich podmínkách často dochází k tomu, že nový druh společenstvo obohatí, ale nemění nijak výrazně vegetaci celkově. V lesích je výjimkou především neofytní *Impatiens parviflora*, která leckde tvoří dominantu v podrostu (Sádlo *et al.* 2007).

Pro úplnost je třeba zmínit, že vegetaci také ovlivňují invaze jiných organismů než rostlin. V Evropě je to například šíření grafiózy jilmů (Brasier 1991), tyto vlivy však nebudou dále rozebírány.

1.2.7. Klimatická změna

Klimatická změna je v současnosti konkrétně diskutovaná v souvislosti se zvyšováním průměrných globálních teplot a se změnou vodního režimu. Pravděpodobně bude mít v budoucnu stále větší podíl na změnách vegetace. Tyto změny se týkají velmi velkých časových i prostorových měřítek a proto je jejich rozpoznání složité. Druhy pravděpodobně reagují na globální změny teploty posunem areálů do jiných (vyšších) nadmořských výšek a zeměpisných šířek (Lenoir *et al.* 2008). Areály druhů určují především extrémní teploty. Nejvíce ohroženy jsou druhy, které svůj areál už nemohou více posunout díky topografii terénu a/nebo omezené možnosti disperze (Rackham 2008), tedy především druhy horské a alpské vegetace (Theurillat & Guisan 2001). U nížinných lesů vliv klimatické změny nebyl přímo zachycen.

1.2.8. Změny druhového bohatství a homogenizace vegetace

Bohaté bylinné patro nížinných lesů bylo zkoumáno již od počátku dvacátého století (Domin 1904). Obecně největší diverzita v nížinných lesích je v nezastíněných podmínkách se zásaditou půdní reakcí a s malým obsahem živin v půdě (Hofmeister *et al.* 2009). V prostředí dochází ke změně podmínek a vegetace na tyto změny reaguje.

V lesích je, stejně jako v jiných ekosystémech, hojně zaznamenávána a diskutována změna druhové diverzity. Zaznamenávány jsou jak úbytky druhů, tak i opačný trend nárůst

počtu druhů. Patrný úbytek celkové gama-diverzity ve zkoumaném území zachytili například Taverna *et al.* (2005), von Oheimb & Brunet (2007) a Kopecký *et al.* (2013). Nárůst počtu druhů zachytil např. Thimonier (1992).

Změny alfa-diverzity, tedy druhové bohatosti na malé škále jednotlivých snímkaných ploch, také nejsou zcela jednoznačné. Thimonier *et al.* (1994) a Van Calster *et al.* (2007) zaznamenali vzrůst počtu druhů na plochu, k opačným výsledkům došli Lameire *et al.* (2000), Hédli (2004) a Kopecký *et al.* (2013) a žádnou změnu nenašel například Keith *et al.* 2009. Více také v metaanalýze Verheyen *et al.* (2012).

Celkové ochuzení území a nezměněná druhová bohatost na lokální úrovni naznačuje snížení heterogenity, tedy vzájemnou vyšší podobnost mezi plochami než tomu bylo v minulosti. To dokládají také výsledky změn beta-diverzity, která se v čase snižuje (Van Calster *et al.* 2007; Rogers *et al.* 2008). Lesy se mění z dřívější heterogenní mozaiky stanovišť osídlených různými skupinami druhů na jednolitý les s homogenním podrostem. Vzácné druhy a stanovištní specialisté ubývají na úkor široce rozšířených druhů a ekologických generalistů (Rooney *et al.* 2004; Wiegmann & Waller 2006). Typicky je zmizelých druhů více než těch nově se objevivších. Změna společenstev v čase spočívá v jejich postupném ochuzování (Keith *et al.* 2009; Kopecký *et al.* 2013).

Tento proces je definován jako biotická homogenizace (McKinney & Lockwood 1999). Je výsledkem procesů změn ekologických podmínek a šíření organismů. Lze ji pozorovat na třech úrovních – taxonomické, genetické a funkční. Nejvíce patrná a často studovaná je homogenizace na taxonomické úrovni, která však je často evidencí i pro homogenizaci funkční (Keith *et al.* 2009). Funkční homogenizace může mít značné důsledky pro funkci, stabilitu a resilienci společenstev a ekosystémů. Více či méně shodné záznamy trendů napříč Evropou a celým světem odráží systematickou změnu biodiverzity a potenciální budoucí hrozbu proměny a ztrát celých typů společenstev, i mimo lesní vegetaci (Fischer & Stöcklin 1997; McKinney & Lockwood 1999; Rackham 2008).

1.2.9. Vlastnosti druhů

Druhy se podle svých vlastností řadí do různých funkčních skupin, které ve společenstvu zaujímají určité role (De Bello *et al.* 2010). Změna ekologických podmínek vyvolá podobnou odezvu u příslušníků jedné funkční skupiny. Zkoumáním znaků jednotlivých druhů a porovnáváním jejich zastoupení mezi dvěma časy se lze dopátrat informace, jak které skupiny druhů reagují na změny ekologických podmínek (Hobbs 1997), například zda dochází k funkční homogenizaci.

V lesním podrostu se vlivem snižování intenzity hospodaření a zapojováním stromových korun mění kvalita světelných podmínek. Rostlinné druhy, které v nížinných lesích ubývají, jsou z velké části druhy světlomilné s malou specifickou listovou plochou (*specific leaf area*) (von Oheimb & Brunet 2007; Rogers *et al.* 2008; Kopecký *et al.* 2013). Znakem odlišujícím přibývajících a ubývajících druhů je také způsob opylování a šíření semen. V některých studiích druhy zoogamní a zoochorní v čase ubývají (hlavně byliny), a naopak přibývají druhy šířené a opylované abioticky větrem, jde především o různé graminoidy (Falkengren-Grerup 1995; Wiegmann & Waller 2006). Tento trend může podporovat i přítomnost vysoké zvěře, která zvýhodňuje druhy tolerující spásání – tedy trávy a ostrice (Debussche *et al.* 2001), viz kap. 1.2.5.

Dalším důležitým funkčním znakem je původnost, respektive nepůvodnost na daném stanovišti. Wiegmann & Waller (2006) zaznamenali signifikantní přibývání nepůvodních druhů a široce rozšířených původních, na úkor vzácnějších původních druhů. Vzácnější původní druhy, obvykle stanovištní specialisté, jsou často typickými rostlinami pro listnaté nížinné lesy (Rackham 2008; Hédler *et al.* 2010). K jejich celkovému poklesu přispívá i fragmentace lesních celků. Směrem k okrajům je rychlost ubývání těchto druhů vyšší (Kwiatkowska 1994). Zároveň jejich limitovaná disperzní schopnost zpomaluje či zcela znemožňuje disperzi a zpětné šíření na místa lokálně vymřelých populací (Honnay *et al.* 2005; Wiegmann & Waller 2006; Rackham 2008).

1.3. Metody výzkumu dynamiky vegetace v čase

Dynamiku vegetace můžeme zkoumat různými způsoby na různých škálách v prostoru a v čase. Sledování může být jednak pasivní (neintervenci), jednak manipulativní, kdy se nějakým způsobem upravují podmínky prostředí (Hédler 2005). Problémem pozorování přírodních procesů je z lidského pohledu jejich pomalá nebo naopak příliš krátká doba trvání a tím pádem i obtížné sledování. Dlouhodobé procesy na delších časových škálách tisíců let studuje paleobiologie. Změny na kratším časovém měřítku v řádu let až desítek roků, které zachycují ekologickou sukcesi, cyklické změny či fluktuace anebo reakce na lidské vlivy, zachytíme opakovaným sledováním (Bakker *et al.* 1996), jednorázovým časovým srovnáním (Persson 1980), či nahrazením času prostorem – chronosekvencemi (Johnson & Miyanishi 2008).

Východiskem pro tuto práci je soubor nepřesně lokalizovaných fytocenologických snímků. Proto v následující podkapitole (1.3.1) bude rozebrána především problematika spojená s opakováním tohoto typu vegetačních ploch.

1.3.1. Metoda opakovaných vegetačních ploch

K jednorázovým srovnáním vegetace ve dvou různých časech lze využít trvalé plochy, které jsou v terénu přesně vyznačeny, nepřesně lokalizované plochy, které jsou zobecněním trvalých ploch, dálkový průzkum Země, vegetační mapy a další historické dokumenty (Hédl 2005). V poslední době je stále častější používání opakovaných vegetačních ploch, jejichž poloha nemusí být přesně známá (fytocenologické snímky). To vyplývá z dostatečného časového odstupu od původních fytoecenologických a lesnických popisných prací. Počátek přibližně standardizovaného fytoecenologického snímkování jako metody popisu vegetace se datuje na začátek dvacátého století a s postupem času intenzita snímkování narůstala (Chytrý & Rafajová 2003) a tím i možnost zkoumat vegetační vývojové trendy. Ve výzkumu dynamiky a změn vegetace může být metoda opakovaných fytoecenologických snímků narozdíl od dlouhodobého sledování trvalých ploch méně organizačně a finančně náročná, stále dostatečně přesná a tím pádem často využívaná (např. Lameire *et al.* 2000; Hédl 2004; Rooney *et al.* 2004), je však zapotřebí mít k dispozici kvalitní staré vegetační údaje, což se týká nejen druhového složení a odhadu pokryvností, ale také údajů o umístění ploch. Pokud nemáme žádnou informaci o tom, kde se jednotlivé plochy aspoň přibližně nacházejí, nemá časové srovnání valný smysl (Chytrý *et al.* 2013).

Mezi největší metodické problémy, které s sebou nese opakování starých fytoecenologických snímků, patří především častá nemožnost dohledání přesné polohy původních ploch. Nejlepší situace je, pokud byla poloha označena přímo v terénu. Výzkum je pak nezátížen chybným umístěním nové plochy a je alternativou výzkumu pomocí trvalých ploch (Bakker *et al.* 1996). U starších studií však toto není příliš časté, jelikož jejich cílem bylo popsat vegetaci bez případného opakování ploch a zachycení její časové změny. Plochy, jejichž polohu lze dohledat pouze přibližně, jsou v literatuře někdy označovány jako polotrvalé plochy – *semi-permanent plots* (Persson 1980). Do zkoumané časové změny vstupuje prostorová variabilita. Závažnost této chyby může souviset se vzdáleností od místa, kde ležela původní plocha, a také s velikostí plochy a prostorovou heterogenitou vegetace. Pokud je snímkována plocha relativně velká a největší heterogenita vegetace je na škále menší než je velikost plochy (např. Brewer 1980), lze předpokládat, že možné odchylky výsledky tolik neovlivní a na přesnosti lokalizace závisí méně, než když používáme relativně menší plochu ve vegetaci s hrubším zrnem (např. von Oheimb & Brunet 2007).

Záleží také na hustotě historických snímků. Pokud jsou rozmístěny s dostatečnou hustotou, nebo je prostředí homogenní, potom se vyplatí umisťovat nové snímky na předpokládanou pozici těch historických a s vědomím jisté chyby, která do dat vstupuje (Lameire *et al.* 2000; Baeten *et al.* 2009). Pokud ovšem je hustota původních snímků nízká vzhledem k heterogenitě vegetace na zkoumané lokalitě, volí se postup mnohonásobného prosnímkování území, kde původní snímek mohl být. Poté se vyhodnocuje temporální změna mezi původním snímkem a průměrem nových, nebo nejvíce podobným, či nepodobným (Hédl 2004; Rooney *et al.* 2004; Rogers *et al.* 2008). Nevýhodou tohoto postupu je částečné skrytí hledané časové změny, ale patrně není možný lepší postup.

Existuje poměrně málo studií, které zkoumají vliv nepřesné lokalizace plochy. Fischer & Stöcklin (1997) použili pojem *pseudo-turnover* pro situaci, kdy se druh jeví lokálně vymřelý nebo naopak nově se objevivší pouze z toho důvodu, že opakované snímky nebyly provedeny na totožné ploše. Z jejich studie vápnomilných travníků vyplývá, že pravděpodobnost *pseudo-turnoveru* je vyšší pro méně četné druhy a roste se vzdáleností mezi původní a opakovanou plochou. Podobné výsledky získali Ross *et al.* (2010). Změna, která ve vegetaci nastala v čase, byla v případě vegetace skotské vysočiny vyšší než její prostorová heterogenita v rámci možné chyby lokalizace plochy. Výsledky opakovaných studií jsou tedy zatíženy určitou prostorovou chybou, ale lze z nich přesto vyvodit trendy v čase (Fischer & Stöcklin 1997; Ross *et al.* 2010).

Dalším metodickým problémem spojeným s metodou opakování vegetačních ploch je vliv sezonality a krátkodobých fluktuací ve vegetaci (Dodd *et al.* 1995). Tyto vlivy není možné nějakým způsobem zcela odfiltrout. Rozpoznat je lze vícenásobným opakováním v delších časových odstupech a vyhodnocením, zda jde o určitý trend ve vegetaci, či se jedná pouze o krátkodobé fluktuace. Správným metodickým postupem, který částečně tento vliv eliminuje, je se co nejvíce držet metodiky původní studie a snímkovat ve vhodných obdobích v roce.

Mezi další problémy opakovaných průzkumů vegetačních ploch patří subjektivní vliv pozorovatele při samotném umisťování ploch, kdy byly plochy často umisťovány v prostoru podle apriorních subjektivních představ o vegetaci, a dále při samotném fytocenologickém snímkování (Hédl 2007). Data jsou zatížena odlišnostmi v chápání taxonomických konceptů, subjektivních odhadech abundance, odlišnou dobou a úsilím průzkumu snímkaných ploch, různou chybovostí (Lepš & Hadincová 1992; Klimeš *et al.* 2001; Archaux *et al.* 2006). Řešením je data upravit tak, aby se co nejvíce zamezilo chybám. Např. sloučit problematicky určitelné taxony do vyšších taxonomických jednotek,

druhů sensu lato, nebo agregátů (Taverna *et al.* 2005) a používat presenčně-absenční data místo pokryvnostních (Kopecký *et al.* 2013). Úpravami docílíme omezení četnosti chyb, ale nevýhodou je určitá ztráta informací.

Jako shrnutí lze říci, že snahou by mělo být se při opakovaném snímkování co nejvíce metodicky přiblížit původní studii. To často znemožňují omezené údaje o plochách s původními snímky a komplikuje odlišná kvalita dat pocházejících od různých badatelů.

1.4. Vlastní práce

Z dosavadních poznatků publikovaných v literatuře za posledních několik desetiletí vyplývá, že nížinné lesy se svým bohatým bylinným patrem prochází velkými změnami. Trendy změn jsou v určitých aspektech shodné napříč oblastmi nížinných lesů, v jiných se však liší. K plnému pochopení těchto trendů a vysvětlení jejich lokálních specifik je třeba ještě dalších výzkumů z různých geografických oblastí a následné metaanalýzy dat (např. Verheyen *et al.* 2012). Tato práce má přispět k celkovému obrazu změn v nížinných lesích od poloviny 20. století, konkrétně zhodnotit vývoj bylinné vegetace v polopřirozených listnatých lesích Chráněné krajinné oblasti Český kras. Výsledky této práce mohou pak posloužit jako argumentace pro úpravu hospodaření v chráněných lesích v CHKO Český kras a srovnatelných územích. Hlavním motivem je zachování biodiverzity výjimečného území a zachování životaschopných populací vzácných druhů.

Práce je založena na opakování starých fytocenologických snímků z průzkumu, který v padesátých letech minulého století na území Českého krasu provedl V. Samek. V této studii zachytil období, kdy v oblasti došlo k výrazné změně hospodářského režimu. Skončilo se s režimem pařezení a od té doby byly lesy postupně převáděny z podoby nízkých lesů s výstavky na lesy vysokokmenné. V oblasti také začal více působit ochranný management, založeny byly maloplošné rezervace a posléze i širší ochrana oblasti v rámci CHKO.

V původní studii nejsou obsaženy informace o přesné poloze snímků. Nové snímky proto pravděpodobně nebyly zopakovány na přesně totožné ploše. Vystává otázka, do jaké míry jsou výsledky zaměřené na časovou změnu vegetace ovlivněny prostorovou variabilitou ve druhovém složení vegetace. Tato otázka byla zatím zkoumána poměrně vzácně a práce se snaží na ni také odpovědět.

1.4.1. Cíle DP

Práce si bere za cíl odpovědět na tyto otázky:

- Změnila se vegetace bylinného patra lesů v Českém krasu za posledních 50 let?
- Pokud ano, jaký je charakter proběhlých změn?
- Které druhy změnily svou četnost v čase?
- Mají tyto druhy stejné či podobné funkční znaky?
- Jak významný je vliv nepřesné lokalizace původní plochy?

2. Metodika

2.1. Charakteristika studovaného území

Český kras se rozprostírá ve středních Čechách mezi jihozápadním okrajem Prahy a Berounem. Je přírodovědecky velmi cennou oblastí, a to jak z pohledu geologie, stratigrafie a paleontologie, tak i výskytem mnoha vzácných rostlinných a živočišných taxonů v druhově pestrých a relativně zachovalých biocenózách. Je to největší vápencové území v Čechách se zachovalými rozsáhlými plochami společenstev sklaních stepí, lesostepí a listnatých lesů s velmi bohatou přirozenou faunou a flórou. Pestrost přírody je zde výrazně ovlivněna říčním a krasovým fenoménem (Ložek *et al.* 2005). V roce 1972 byla v této oblasti vyhlášena Chráněná krajinná oblast Český kras s výměrou 130 km². Maloplošně byly určité části chráněny již od padesátých let, a to NPR Karlštejn a NPR Koda. Dále je v rámci CHKO zvláště chráněno osm přírodních rezervací, čtyři národní přírodní památky a šest přírodních památek (web 1).

2.1.1. Geologie, pedologie

Geomorfologicky náleží převážná část oblasti do celku Hořovická pahorkatina, severovýchodní část pak do celku Pražská plošina, oboje ve vyšší hierarchické jednotce Brdská oblast (Anonymus 1996). Nadmořská výška terénu se pohybuje od 199 do 499 m nad mořem. Oblast Českého krasu je rozdělena na severní a jižní část řekou Berouňkou, která tvoří přirozenou osu oblasti. Do kaňonu Berouňky ústí hluboce zaříznutá boční údolí s postranními přítoky, z nichž je nejvýznamnější Kačák – Loděnický potok (Ložek *et al.* 2005).

Geologický podklad tvoří nejčastěji vápence a břidlice silurského a devonského stáří, dále pak v menším rozsahu druhohorní usazené horniny – pískovce a opuky, a čtvrtohorní travertiny, sprašové usazeniny a štěrkopískové terasy, které lemují řeku Berouňku. Nepřetržitá sedimentace od ordoviku po střední devon a uchování nepřeměněných sedimentů v podobě krasových vápenců do dnešních dob podmiňují mimořádný paleontologický význam Českého krasu (Chlupáč 1974, web 2). Oblast jako paleontologicky významné území proslavil již v 19. století J. Barrande, který především z této oblasti popsal velké množství druhů zkamenělin.

Diverzita půd je v podmínkách Českého krasu také značná. Roli zde hraje diverzita geologického podloží, alochtonní materiál a sekundární porušování půdních profilů.

Nejčastěji se objevují na vápencích vzniklé rendziny a hnědozemě, na kyselých horninách – břidlicích, křemencích – a na říčních terasách kambizemě (Šamonil 2007).

2.1.2. Klimatické poměry

Český kras leží na rozhraní mírně teplé a teplé klimatické oblasti. Průměrná roční teplota se zde pohybuje mezi 8-9 °C, průměrné roční srážky mezi 480-560 mm se srážkovým maximem v červenci (Ložek *et al.* 2005, web 3). V důsledku členitosti terénu se výrazně projevují mikroklimatické vlivy, zejména teplotní inverze v hluboce zaříznutých údolích (Ložek *et al.* 2005).

2.1.3. Krajinový pokryv a vegetace

Území Chráněné krajinné oblasti Český kras je tvořeno z poloviny zemědělskou půdou, v nejvíce chráněných zónách je však větší podíl lesní vegetace, která celkem zabírá 38 % území. Nejvíce lesů tvoří lesy listnaté a smíšené, méně je pak lesů jehličnatých (Průša 1974; Ložek *et al.* 2005). Probíhá v nich lesní hospodaření omezené plánem péče pro jednotlivé zóny CHKO, některé malé části jsou vymezeny jako bezzásahová území (web 4). Díky nerostným zdrojům je krajina v Českém krasu ovlivněna těžebním průmyslem. Rozloha těžebních míst zaujímá 7 % území (Ložek *et al.* 2005).

Botanicky celé území spadá do fytogeografického okresu Český kras. Vegetační složení a pestrost květeny je zde ovlivněna vápencovým podkladem, specifickou geomorfologií území a lidskou činností a osídlením. Pro oblast je charakteristický výskyt druhů střeoevropské lesní květeny a také teplomilných a suchomilných druhů rostlin. Na jižně orientovaných příkrých svazích s mělkým půdním profilem vzniká bezlesí, které umožnilo existenci mnoha reliktních stanovišť (Ložek *et al.* 2005).

Z přirozených lesních společenstev jsou nejrozšířenější hercynské dubohabřiny (*Melampyro nemorosi-Carpinetum*) s výskytem vzácných druhů rostlin. K nejčastějším společenstvům patří šipákové doubravy s rozvolněným stromovým patrem (*Lathyro versicoloris-Quercetum pubescenti* na extrémních stanovištích a *Corno-Quercetum* na hlubších půdách). Na ně navazují na plošinách s odvápněnou půdou mochnové doubravy (*Potentillo albae-Quercetum*) s acidofilními druhy. Menší plochu pak zabírají vápnomilné bučiny (*Cephalanthero-Fagetum*). Na strmých svazích s pohyblivou sutí se pak objevují suťové lesy asociace *Aceri-Carpinetum betuli* s klenem (*Acer pseudoplatanus*), mléčem (*A. platanoides*) a lípou velkolistou (*Tilia platyphyllos*) (Chytrý *et al.* 2001).

2.1.4. Antropogenní vlivy a historie lesního hospodaření

Oblast Českého krasu byla velmi záhy osídlena. Stopy osídlení sahají do období paleolitických a mezolitických lovců. S poměrně intenzivním vlivem člověka na krajinu a lesy je možno počítat od neolitických dob, kdy zde člověk začal využívat bohatost krajiny nejen pro lov a sběračství, ale také pro pastevectví a zemědělství. Krajina byla nejprve postupně a pak stále intenzivněji odlesňována, byly zakládány nové osady, pole a pastviny (Ložek *et al.* 2005; Ložek 2011). Víceméně trvalé osídlení je datováno od 10. století (Matoušek 1993; Ložek *et al.* 2005).

První záznamy o lesním hospodářství pocházejí z 15. století. Z archivního výzkumu (účetní kniha Karlštejnského panství z let 1428-1430) vyplývá, že středověké karlštejnské lesy byly obhospodařovány v poměrně intenzivním režimu. Pravděpodobně šlo o pařeziny s krátkou dobou obmýetí (méně než 10 let) a bez výstavků (P. Szabó, osobní sdělení). Údaje o lesním hospodaření se postupem času zpřesňovaly a lze z nich vyčíst jaké druhy dřevin a v jakých poměrech se v lesích vyskytovaly. Zjevná je převaha listnatých stromů (dub, buk, habr, bříza, lípa), z jehličnanů je zastoupena borovice lesní, v dřívějších dobách jedle, která postupně byla nahrazována smrkem a modřínem (Novák & Tlapák 1974). Na obtížně zalesnitelných stráních byla později vysazována nepůvodní borovice černá.

Hospodaření v karlštejnských lesích lze označit nejpozději od středověku jako intenzivní, v lesnických záznamech z počátku 19. století se dokonce hovoří o „žalostném stavu karlštejnských lesů“, díky vlivu těžby, intenzivní lesní pastvy dobytka, hrabáním steliva a také díky klimatické extremitě stanoviště. Snahou tehdejších lesníků bylo lesy postupně začít převádět na vysoký les, proces to však byl pomalý díky výše zmíněným vlivům. Pomoci měly lokální zákazy pastvy a hrabání steliva. Disturbance způsobovaná pastvou dobytka byla později do jisté míry nahrazena disturbancemi divoké zvěře, jejíž počty se postupně navyšovaly.

Od 19. století se stále více ustupovalo od pěstování pařezin, které se převáděly na les vysokokmenný. V lesích Českého krasu se to dělo převážně pomocí vyjednávání výmladkových polykormonů s ponecháním jednoho či několika nejperspektivnějších kmenů, takže velká část lesů má dnes podobu nepravých kmenovin (vlastní terénní pozorování). Ze záznamů z r. 1936 vyplývá, že zhruba 60 % území lesa pokrývaly pařeziny s třicetiletým nebo čtyřicetiletým obmýetím, 40 % pokrýval les vysokokmenný. Ve výčtu procentuálního zastoupení jednotlivých druhů dřevin ze stejného roku je uveden

výskyt téměř 34 % holin. Porosty byly stále relativně málo zapojeny, což lesům dodávalo velmi řídký ráz (Novák & Tlapák 1974).

2.2. Opakované snímkování

Pro posouzení změn prostředí a vegetace lesů v Českém krasu byla zvolena metoda opakovaných fytocenologických snímků na nepřesně lokalizovaných plochách, jak byla popsána v úvodu této práce.

2.2.1. Referenční data

Referenční data vychází z publikace lesnického ekologa Věroslava Samka, který během padesátých let prováděl typologický průzkum lesů Českého krasu (Samek 1964). Jeho práce je monografickou studií území, obsahuje charakteristiky přírodních poměrů, vývoje lesů a pak hlavně přehled, popis a charakteristiku lesních společenstev. Každé společenstvo je doloženo souborem ploch s fytocenologickými snímky, v některých případech popsány a laboratorně analyzovány půdními sondami.

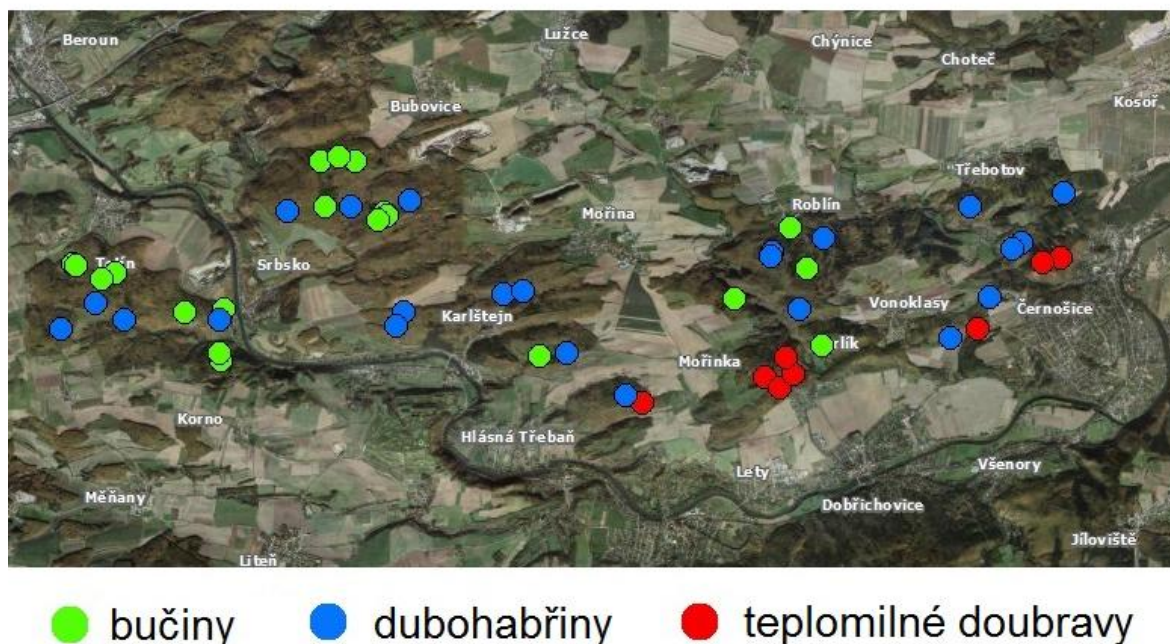
Každá plocha je lokalizována pomocí uvedení polesí, kódu lesního oddělení, nadmořské výšky, expozice svahu a sklonu svahu. Práce neobsahuje zcela přesnou informaci o poloze ploch – nejsou dostupné žádné mapové nákresy, ani případné detailnější popisy umístění ploch. Samek uvádí, že pracovní postupy převzal z metodického materiálu typologického výzkumu lesů (Mráz & Samek 1957), tj. byly použity kruhové plochy o velikosti 500 m² a výzkum byl proveden během letních měsíců června, července a srpna. Na každé ploše byl zapsán fytocenologický snímek se seznamem všech přítomných rostlinných druhů, jejich pokryvností odhadnutou v Braun-Blanquetově stupnici (Braun-Blanquet 1928) a odhadem pokryvnosti vertikálních vegetačních pater.

2.2.2. Výběr a lokalizace ploch

Cílem práce je posoudit změnu polopřirozených lesních společenstev v CHKO Český kras. Jde o asociace dubohabřin, bučin a teplomilných doubrav, jejichž stručná charakteristika je zmíněna v kap. 2.1.3. Výsadby jehličnanů, které Samek rovněž snímkoval, nebyly uvažovány. Výběr ploch pro opakování snímků byl dále omezen na snímky s dominancí listnatých dřevin ve stromovém patře, tedy plochy s pokryvností listnáčů alespoň 50 %.

Třetí rozhodování, zda snímek zopakovat, bylo prováděno přímo v terénu. Pokud se zjistilo, že je plocha nyní vykácena anebo zcela přesázena úplně jiným druhovým složením

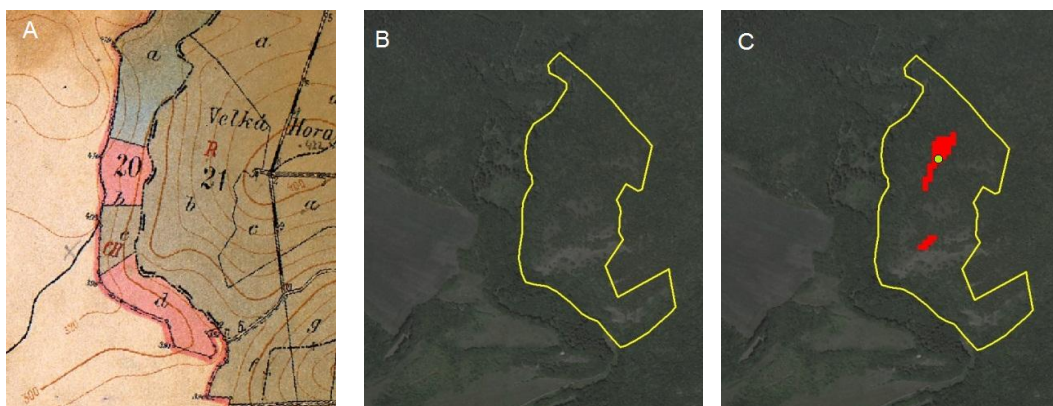
dřevin, byla potom tato plocha vyřazena. Konečně důvodem, který také přispěl k redukci počtu ploch ještě před jejich výběrem podle snímků, je fakt, že tehdejší kódy lesních oddělení, které byly potřebné pro dohledání polohy, jsou uvedeny na dobových mapách. Ze čtyř polesí, které zahrnuje Samkova práce – polesí Karlštejn, Třebotov, Koda a Koněprusy, se podařilo získat mapy pouze k prvním třem zmíněným polesím. Z celkového souboru 153 ploch ze Samkovy práce jich bylo zopakováno 57 (Obr. 2).



Obr. 2: Přehled ploch, které byly zopakovány ($n = 57$), s rozlišením na základní typy vegetace (o rozdělení více v kap. 2.3.1).

Pro určení polohy opakovaného fytocenologického snímku byl zvolen postup, který kombinuje Samkovy informace o plochách a náhodný výběr souřadnic. V prostředí programu ArcGIS 9.3 se přes sebe položily vrstvy digitálního modelu terénu a dobových lesnických map (porostní mapy polesí Karlštejn 1949, polesí Koda 1949, polesí Třebotov 1951 dostupné ve Státním oblastním archivu v Praze). V těchto mapách jsou vyznačeny původní hranice a kódy lesních oddělení. S pomocí údajů ze Samkovy práce se vymezilo území, kde se nacházela původní plocha. Proměnné nadmořská výška a sklon svahu byly vzaty s určitým rozptylem, protože pravděpodobně nebyly měřeny zcela přesně. Použity byly intervaly, u nadmořské výšky \pm deset metrů, u sklonu svahu $\pm 5^\circ$ (u roviny $+5^\circ$). Orientace svahu byla uvedena jako osm kategorií S, SV, V, JV, J, JZ, Z, SZ. Každá kategorie představuje interval 45° kolem střední hodnoty dané geografickým azimutem.

Na ploše omezené v rámci lesního oddělení pomocí údajů o nadmořské výšce, orientaci a sklonu svahu se náhodně vygeneroval jeden bod definovaný souřadnicemi, který byl použit jako střed kruhové plochy, kde byl proveden nový fytocenologický snímek (Obr. 3).



Obr. 3: Postup výběru plochy pro opakovaný fytocenologický snímek (obrázky orig. M. Kopecký). Z dobové historické mapy (a) byly převzaty hranice lesních oddělení (zde 21b) a tím rámcově vymezena poloha původní plochy (žlutá linie) (b). Z digitálního modelu terénu se pomocí údajů o nadmořské výšce, sklonu a expozici svahu upřesnily území, kde daný snímek pravděpodobně ležel (vyznačeno červeně). Zde se náhodně vygeneroval jeden bod definovaný souřadnicemi – střed opakovaného fytocenologického snímku (c).

2.2.3. Terénní sběr dat

V terénu vždy proběhla kontrola známých proměnných – nadmořské výšky, sklonu a orientace svahu, a bylo porovnáno složení stromového patra s původní studií. Pracovní postup sběru vegetačních dat se držel metodiky uvedené v původní práci. Pro každou kruhovou plochu o velikosti 500 m² byl zaznamenán sklon a orientace svahu pomocí kompasu se sklonoměrem a souřadnice středu plochy ve formátu WGS 84 pomocí GPS přístroje Garmin Oregon 450. Pokud byl střed plochy blízko okraje lesa nebo široké cesty tak, že by část plochy byla tímto zasažena, potom byl střed plochy o potřebnou vzdálenost posunut v terénu, aby byla celá plocha v lesním porostu. Nové souřadnice byly poté zaznamenány.

U každého snímku byla odhadnuta pokryvnost jednotlivých vegetačních pater, tj. stromového (výška > 5 m), keřového (1–5 m), bylinného (< 1 m) a mechového patra. Vrůst rostlin byl odhadován na místě. Dále byly zaznamenány pokud možno všechny druhy cévnatých rostlin a odhadnuto jejich zastoupení. K vyjádření zastoupení druhů byla použita sedmistupňová Braun-Blanquetova škála (r, +, 1, 2, 3, 4, 5) kombinující četnost a pokryvnost (Braun-Blanquet 1928). U dřevin se rozlišovaly podle uvedených pater stromy, keře a semenáčky. Nomenklatura druhů cévnatých rostlin odpovídá Klíči ke květeně ČR

(Kubát *et al.* 2002). Mechy nebyly taxonomicky určovány, pouze byla odhadnuta jejich celková pokryvnost na ploše. Fytocenologické snímky byly zapisovány během měsíců června, července a srpna v sezónách 2010, 2011 a 2012.

2.2.4. Editace vegetačních dat

Data byla převedena do elektronické podoby pomocí databázového programu Turboveg for Windows (Hennekens & Schaminée 2001). K základní editaci snímků byl využit program Juice 7.0.67 (Tichý 2002). Některé taxony byly v rámci celého souboru starých i nových snímků pro analýzy sloučeny. Příčinou slučování bylo, že dvě jména evidentně patřila jednomu druhu a jedno ze jmen bylo výrazně pravděpodobnější než druhé (např.: *Dactylis polygama* = *D. polygama* + *D. glomerata*), nebo některé skupiny byly určovány s různou mírou přesnosti, takže je bylo třeba sloučit do agregátních druhů (jako agg.) nebo ponechat sloučené taxony bez určení druhu, případně byly spojeny „+“ (např.: *Viola riviniana*+*reichenbachiana*). Všechny druhy, které byly sloučeny, jsou uvedeny v Tab. 1.

Tab. 1: Taxony, které byly pro analýzy dat sloučeny.

Výsledný taxon	Druh 1	Druh 2
<i>Bromus ramosus</i> agg.	<i>Bromus ramosus</i>	<i>Bromus benekenii</i>
<i>Galium mollugo</i> agg.	<i>Galium mollugo</i>	<i>Galium album</i>
<i>Melica nutans</i>+<i>picta</i>	<i>Melica nutans</i>	<i>Melica picta</i>
<i>Quercus robur</i>+<i>petraea</i> agg.	<i>Quercus robur</i>	<i>Quercus petraea</i>
<i>Senecio nemorensis</i> agg.	<i>Senecio nemorensis</i>	<i>Senecio ovatus</i>
<i>Tilia cordata</i>+<i>platyphyllos</i>	<i>Tilia cordata</i>	<i>Tilia platyphyllos</i>
<i>Achillea millefolium</i> agg.	<i>Achillea species</i>	<i>Achillea millefolium</i>
<i>Dactylis glomerata</i> agg.	<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Dactylis polygama</i>
<i>Epipactis helleborine</i> agg.	<i>Epipactis species</i>	<i>Epipactis helleborine</i>
<i>Galeopsis species</i>	<i>Galeopsis species</i>	<i>Galeopsis pubescens</i>
<i>Orchis species</i>	<i>Orchis species</i>	<i>Orchis purpurea</i>
<i>Pulmonaria officinalis</i> agg.	<i>Pulmonaria officinalis</i>	<i>Pulmonaria obscura</i>
<i>Pyrus communis</i> agg.	<i>Pyrus communis</i>	<i>Pyrus pyraeaster</i>
<i>Rosa canina</i> agg.	<i>Rosa canina</i> agg.	<i>Rosa species</i>
<i>Taraxacum species</i>	<i>Taraxacum species</i>	<i>Taraxacum</i> sect. <i>Ruderalia</i>
<i>Verbascum species</i>	<i>Verbascum species</i>	<i>Verbascum nigrum</i>
<i>Veronica chamaedrys</i> agg.	<i>Veronica chamaedrys</i>	<i>Veronica vindobonensis</i>
<i>Viola riviniana</i>+<i>reichenbachiana</i>	<i>Viola riviniana</i>	<i>Viola reichenbachiana</i>
<i>Poa nemoralis</i>+<i>angustifolia</i>	<i>Poa nemoralis</i>	<i>Poa angustifolia</i>

Jelikož cílem práce je odhalit změnu, která nastala v bylinném patře, pro analýzy byly vyloučeny záznamy stromového patra, jehož změny byly také v důsledku konzervativního výběru původních snímků (viz kap. 2.2.2) za uplynulých padesát let relativně malé. Druhy dřevin z keřového patra byly sloučeny se druhy dřevin z bylinného patra (semenáčky).

Záměrem bylo omezit potenciální chyby dané možným subjektivně rozdílným přiřazením dřevin do jednotlivých vegetačních pater v obou průzkumech a zároveň zabránit ztrátě informace, ke které by došlo vyloučením těchto záznamů.

2.2.5. Analýza dat

V analýzách je použito všech 114 snímků, tedy 57 snímků starých a stejný počet nových. Po sloučení druhů s nejasnou determinací, vyloučení stromového patra a sloučení keřového patra se semenáčky dřevin, obsahuje tento soubor 258 druhů cévnatých rostlin. Použity jsou abundanční data, i přes to, že odhady pokryvnosti mohou být ovlivněny subjektivitou pozorovatele. Dílčí analýzy byly provedeny i s presenčně-absenčními daty, výsledky však byly velmi podobné, proto byly nakonec použity abundanční data, které mohou lépe zachytit strukturní změny vegetace.

Údaje o pokryvnosti byly automaticky převedeny z Braun-Blanquetovy stupnice na procenta odpovídající středním hodnotám rozpětí stupňů použité stupnice. Aby se snížily rozdíly dané procentickým vyjádřením, hodnoty byly upraveny pomocí odmocninové transformace dat. K veškerým statistickým analýzám byl využit program R 2.12.2 (R Development Core Team 2011) s použitím balíku *vegan* (Oksanen *et al.* 2011), *indicspecies* (De Cáceres & Legendre 2009) a *party* (Hothorn *et al.* 2004).

2.2.5.1. Celková změna vegetace

Pro znázornění celkové variability ve druhovém složení vegetace byla použita nepřímá ordinace – detrendovaná korespondenční analýza DCA (funkce *decorana* v balíčku *vegan*, Oksanen *et al.* 2011) se snížením váhy vzácných druhů. Variabilita ve druhovém složení související se změnou v čase byla vyjádřena pomocí přímé gradientové analýzy – kanonické korespondenční analýzy CCA. Kód páru snímků (dvojice starý-nový) byl použit jako kovariáta s účelem odfiltrovat prostorovou variabilitu vegetace. Signifikace kanonické osy omezené časem byla testována permutačním testem s 999 permutacemi. Jako bloky pro permutace byly použity kódy páru snímků (kovariáta). Přímá analýza CCA vhodně zobrazuje zajímavou část variability ve vegetaci. Častým postupem (např. Baeten *et al.* 2009) je vyřazení vzácných druhů, které se v souboru dat vyskytují jen v malém počtu snímků. Analýza byla provedena s i bez vzácných druhů a výsledky byly porovnány.

Do ordinačního diagramu byly pasivně promítnuty statisticky významné ($p < 0.05$) proměnné charakterizující prostředí – Ellenbergovy indikační hodnoty (EIH) (Ellenberg *et al.* 1992). EIH pro světlo, živiny, vlhkost, půdní reakci, teplotu a kontinentalitu byly

spočítány jako nevážené průměry pro každý snímek. Zelený & Schaffers (2012) poukázali na problém použití EIH, který pramení z kruhové argumentace – průměrné EIH vypočtené z druhového složení jsou použity k interpretaci těch samých vegetačních dat, ze kterých jsou vypočteny. Navrhují testování korelací EIH s ordinačními osami pomocí permutačního testu, kterého je zde využito.

Pro odpověď na otázku, zda se různé typy lesních společenstev, vyvíjejí v čase různými způsoby, byly plochy rozděleny pomocí analýzy nových snímků metodou TWINSpan (Hill 1979) v programu Juice do třech typů – dubohabřiny, bučiny a teplomilné doubravy (podrobně rozebráno v kap. 2.3.1). Pro vyjádření změny vegetace v rámci lesů těchto typů byly v grafu DCA snímky pasivně rozlišeny na tyto tři skupiny.

2.2.5.2. Změna druhového složení

K zodpovězení otázky, které druhy se podílely na změně složení společenstev, bylo využito funkce testující signifikantní příslušnost druhu ke skupině snímků (v tomto případě ke skupině starých/nových) pomocí permutací ($n = 999$) a zkoumáním, zda je průměrná abundance druhu ve skupině vyšší než v jiné skupině. Výsledné p -hodnoty u druhů jsou upraveny pomocí Šidákovy korekce mnohonásobného testování. Tento postup tvoří alternativu k mírám fidelity. Použili ho např. Kopecký *et al.* (2013). O přístupu vyjádření příslušnosti ke skupině pomocí permutačních testů více v De Cáceres & Legendre (2009).

K zjištění, jak se vyvíjí v čase zastoupení ohrožených druhů a také zavlečených invazních a naturalizovaných druhů, byl použit Červený seznam cévnatých rostlin České republiky (Holub & Procházka 2000) a Katalog zavlečených druhů flóry České republiky (Pyšek *et al.* 2002).

2.2.5.3. Změna diverzity

Základní změny v počtu všech druhů a jejich zastoupení v souborech starých a nových snímků byly vyjádřeny pomocí poměru mezi těmito skupinami. Stejně bylo vyjádřeno poměrné zastoupení vzácných druhů v souborech snímků. Vzácné druhy byly definovány jako ty, co se v celém souboru vyskytují maximálně ve třech snímcích.

Změna alfa-diverzity vyjádřená jako počet druhů ve snímku mezi soubory starých a nových snímků byla otestována párovým t -testem a vizualizovaná pomocí grafu.

Pro vyjádření změny beta-diverzity a předpokládané biotické homogenizace byl využit nástroj k měření a porovnávání diverzity mezi skupinami (v tomto případě mezi skupinami starých a nových snímků) podle Anderson *et al.* (2006). Beta-diverzita skupiny snímků je

měřena jako průměrná vzdálenost (vyjádřená jako nepodobnost) každého snímku ke skupinovému mediánu v mnohorozměrném prostoru. Tento koncept beta-diverzity je výhodný pro své flexibilní užití jakékoliv míry ekologické nepodobnosti. Zde je využito Bray-Curtisovy nepodobnosti vypočítané z druhového složení, která je vhodná pro abundanční data. Rozdíl mezi skupinami byl otestován permutačním testem při 199 permutacích s kódem páru ploch jako kovariátou kvůli odstranění vlivu prostorové variability ve vegetaci (Anderson *et al.* 2006).

2.2.5.4. Změna podmínek prostředí podle funkčních vlastností druhů

Cílem zkoumání funkčních vlastností druhů (*species traits*) bylo posoudit, které funkční vlastnosti charakterizují skupiny ustupujících anebo přibývajících druhů a výsledky interpretovat jako důsledek odpovídajících změn podmínek prostředí. Vybrány byly funkční vlastnosti odpovídající očekávanému přechodu od intenzivně obhospodařovaných pařezin, s vyšší četností světlých fází a s vyšší mírou disturbancí, k zapojeným, stinnějším a na živiny (především dusík) bohatým vysokým lesům, jež eventuálně byly v literatuře diskutovány v souvislosti s lesní sukcesí (Hobbs 1997; Dahlgren *et al.* 2006; Wiegmann & Waller 2006; Kopecký *et al.* 2013). Z databází byly vybrány vlastnosti související se způsobem šíření (disperze semen, maximální rychlost pádu semene, odrazivost UV záření – souvisí se šířením pylu hmyzem), s vlastnostmi charakterizující lesní mezoklima (specifická listová plocha, obsah sušiny listu, anatomie listu, vytrvalost listů), schopností kompetice v podmínkách omezeného přístupu světla do podrostu (fenologická fáze kvetení, výška rostliny, schopnost tvořit vytrvalou půdní semennou banku) a také s mírou eutrofizace a ovlivňování prostředí člověkem (hemerobie, disperze semen). Ellenbergovy indikační hodnoty, které také vyjadřují funkční druhové vlastnosti charakterizující požadavky na prostředí, jsou analyzovány zvlášť (kap. 2.2.5.5).

Informace byly čerpány především z databází druhových vlastností LEDA (Kleyer *et al.* 2008) a BiolFlor (Klotz *et al.* 2002), které obsahují číselné charakteristiky nebo kategorie pro velké množství druhů. Databázové informace pochází z měření i odhadů, na kterých se podílel velký počet badatelů. Nevýhodou je určitá nejistota o kvalitě dat, která z toho pramení. Přesto však převažují výhody použití těchto záznamů – lze snadno využít velkého množství dat pro většinu zachycených druhů, které byly zjištěny v rámci práce. Samostatné měření by bylo neúměrně časově i metodicky náročné a pro odpověď na položené otázky i neúčelné.

U těch z měřených druhových charakteristik, které mají v databázi více záznamů, byla použita jejich průměrná hodnota. U kategoriálních charakteristik druhy občas mají zastoupení ve více kategoriích, v těchto případech je postup úpravy popsán u jednotlivých vlastností níže.

Z databáze LEDA byly zvoleny tyto charakteristiky:

- výška rostliny (*canopy height*) – definována jako vzdálenost mezi bází rostliny a nejvýše položeným fotosyntetizujícím pletivem. Pro druhy dřevin, které dosahují keřového nebo stromového vzrůstu, byly záznamy této vlastnosti vyřazeny díky nesrovnatelně vyšším hodnotám oproti bylinným druhům.
- specifická listová plocha (*specific leaf area*) – poměr listové plochy a hmotnosti sušiny.
- sušina listu (*leaf dry matter content*) – poměr mezi hmotností sušiny a hmotností čerstvého listu.
- vytrvalost půdní semenné banky (*seed bank longevity*) – kategoriální charakteristika vytrvalosti semen v půdní bance. Druh má dlouhodobou půdní banku semen, pokud vytrvává nad pět let. Pokud méně, druh má krátkodobou půdní banku.
- maximální rychlost pádu semene (*terminal velocity*) – maximální rychlost pádu semene za bezvětří. Tato vlastnost souvisí s velikostí, hustotou a tvarem semen a vypovídá o disperzní schopnosti.
- váha semene (*seed weight*) – váha jednoho sta vysušených diaspor.
- disperze semen – kategoriální charakteristika způsobů šíření. Rozlišovány jsou kategorie autochorie, zoochorie, anemochorie a hemerochorie (šíření člověkem).

Zvolené druhové vlastnosti z databáze BiolFlor jsou:

- vytrvalost listů (*leaf persistence*) – kategoriální charakteristika rozlišující druhy zelené na jaře, druhy zelené v létě, přezimující druhy, kterým se vytváří nové listy na podzim a vytrvávají až do další vegetační sezóny a konečně druhy stálezelené.
- odrazivost UV záření na okraji květu (*UV reflection of the flower*) – ordinální sedmistupňová škála 0-100 %. Odrazivost UV záření je adaptací na opylování hmyzem.
- fenologická fáze (*sympnenological groups*) – ordinálně uspořádané hodnoty kvetení na devítistupňové škále od časného jara do podzimu.
- CRS strategie (*strategy type*) – kategoriální charakteristika dle Grimea (1979)

- anatomie listů (*leaf anatomy*) – kategorie z databáze byly dodatečně upraveny na ordinální pětistupňovou škálu uspořádanou podle rostoucích nároků na vodu od sukulentů po hygromorfní rostliny
- hemerobie (*hemeroby*) – kategorie dodatečně upraveny na ordinální šestistupňovou škálu uspořádanou podle stoupající hemerobie. Častá byla pro každý druh příslušnost do více kategorií, v těchto případech byla pro druh vytvořena střední průměrná hodnota. Druhy s velmi širokou amplitudou, které měly až pět údajů o hemerobii, byly pro větší sílu analýzy vypuštěny (jednalo se o pět druhů).

Podle Kopeckého *et al.* (2013) bylo převzato rozdělení rostlinných druhů na lesní a nelesní jako další druhová vlastnost. Tuto klasifikaci získali pomocí rozdělení snímků v České národní fytocenologické databázi na lesní a nelesní a následným permutačním testováním příslušnosti jednotlivých rostlinných druhů k těmto dvěma skupinám snímků.

Pro odpověď na otázku, zda určité hodnoty výše uvedených vlastností jsou charakteristické pro ubývající nebo přibývající druhy v čase, bylo využito rozhodovacích stromů (*conditional inference tree*) z balíku party (Hothorn *et al.* 2004). Na rozdíl od klasických klasifikačních a regresních stromů, které dělí data do homogenních skupin bez testování, rozhodovací stromy testují průkaznost dělení pomocí permutačních testů. Výhodou této metody je, že lze kombinovat kvantitativní, ordinální a kategoriální data a zároveň není citlivá na chybějící hodnoty, které jsou ve vegetačních datech velmi časté (De'ath & Fabricius 2000). V každém dělení stromu jsou testovány pomocí permutací všechny druhové vlastnosti a ve výsledku je zvolena taková vlastnost, která nejlépe a signifikantně rozlišuje mezi ubývajícími anebo přibývajícími druhy. Proces probíhá do té doby, dokud je dělení signifikantní při zvoleném $p < 0.05$. Druhová změna v čase je v rozhodovacích stromech vyjádřena jednak jako absolutní změna frekvence druhu (počet ploch s výskytem tohoto druhu v novém souboru snímků minus počet ploch ve starém souboru), jednak jako relativní změna frekvence (C), která dává větší váhu vzácným druhům. C je vypočtena podle vzorce:

$$C = \pm \left(100 - \frac{F_b}{F_a/100} \right) [\%]$$

F_a je frekvence druhu [%] ve té skupině, kde je vyšší hodnota než ve druhé skupině F_b (např. druh *Alliaria petiolata* má ve skupině starých snímků frekvenci 5 %, v nových 44 %).

F_a je tedy 44 a F_b je 5). Pro druhy, které ubývají je použito znaménko minus a naopak, pro přibývajících druhy jsou použity kladné hodnoty.

2.2.5.5. Změna podmínek prostředí podle Ellenbergových indikačních hodnot

Pro interpretaci změn podmínek prostředí byly využity Ellenbergovy indikační hodnoty dokumentující ekologické preference druhů. Při absenci měření faktorů prostředí je to přijatelná a široce používaná alternativa (Diekmann 2003). Pro každý snímek byly spočítány nevážené průměry Ellenbergových indikačních hodnot (EIH) pro světlo, živiny, vlhkost, půdní reakci, teplotu a kontinentalitu (Ellenberg *et al.* 1992). Rozdíly mezi skupinou starých a nových snímků byly testovány pomocí modifikovaného permutačního testu, který odstraňuje apriorní závislost mezi indikačními hodnotami a vegetačním složením (podle Zeleného & Schafferse 2012).

2.3. Vliv nepřesné lokalizace ploch

K posouzení míry zkreslení časové změny vegetace vlivem nepřesné lokalizace opakovaných snímků bylo potřeba zjistit míru prostorové variability vegetace na místě, kde se s největší pravděpodobností nacházela původní snímková plocha. Základním postupem k vyjádření prostorové variability bylo vícenásobné snímkování na místech pravděpodobné lokalizace starých snímků (viz Ross *et al.* 2010). Aby byly zachyceny možné rozdíly v uvedeném zkreslení dané rozmanitostí snímkové vegetace, byla uvažována variabilita celého souboru snímků. Protože nebylo prakticky možné posoudit možné zkreslení u všech ploch, bylo potřeba vybrat jejich reprezentativní podsoubor.

2.3.1. Výběr ploch a sběr dat

Pro pokrytí variability zkoumané vegetace na větší škále celého území byl v programu Juice (Tichý 2002) rozdělen soubor opakovaných nových snímků na vegetační typy pomocí analýzy TWINSpan (Hill 1979). V souboru snímků se ukázaly tři hlavní typy společenstev (Tab. 2) – dubohabřiny, bučiny a teplomilné doubravy. Interpretace těchto společenstev byla provedena subjektivně a na základě literatury (Chytrý *et al.* 2001).

Z každého typu společenstva bylo poté náhodně vybráno pět ploch. Náhodný výběr byl omezen tak, že vybrané plochy nesměly být v lesních odděleních, které spolu v prostoru přímo sousedily (měly společnou hranici). Druhé omezení bylo subjektivní posouzení

vzájemné polohy těchto ploch na ordinačním diagramu analýzy DCA (kap. 2.2.5.1) a případný opakovaný náhodný výběr, pokud plochy v diagramu ležely v těsné blízkosti.

Tab. 2: Přehled rozdělení snímků do tří hlavních typů společenstev s uvedenými počty ploch. Zobrazeny jsou druhy s fidelitou k danému typu (Fischerův exaktní test, $p < 0.01$). Kódy pater jsou 1 = vzrostlé stromy, 4 = keře, 6 = byliny, 7 = semenáčky dřevin.

Druh	Patro	Teplomilná doubrava (8)	Bučina (23)	Dubohabřina (26)
<i>Festuca ovina</i>	6	78.9	---	---
<i>Avenella flexuosa</i>	6	66.1	---	---
<i>Vaccinium myrtillus</i>	6	63.2	---	---
<i>Hieracium racemosum</i>	6	63.2	---	---
<i>Luzula luzuloides</i>	6	60.1	---	---
<i>Hieracium lachenalii</i>	6	55.6	---	---
<i>Cytisus scoparius</i>	6	53.5	---	---
<i>Hieracium laevigatum</i>	6	48.7	---	---
<i>Acer platanoides</i>	1	---	64	---
<i>Fagus sylvatica</i>	1	---	62.8	---
<i>Mercurialis perennis</i>	6	---	58.6	---
<i>Tilia cordata</i>	1	---	58.3	---
<i>Sanicula europaea</i>	6	---	57.9	---
<i>Asarum europaeum</i>	6	---	55.5	---
<i>Acer platanoides</i>	7	---	54.5	---
<i>Tilia platyphyllos</i>	1	---	51.2	---
<i>Fagus sylvatica</i>	7	---	42.1	---
<i>Daphne mezereum</i>	7	---	42	---
<i>Neottia nidus-avis</i>	6	---	41.8	---
<i>Galium odoratum</i>	6	---	40.9	---
<i>Dentaria bulbifera</i>	6	---	39.5	---
<i>Corylus avellana</i>	4	---	39.5	---
<i>Tilia platyphyllos</i>	4	---	39.5	---
<i>Viola collina</i>	6	---	---	54.2
<i>Galium aparine</i>	6	---	---	52.5
<i>Campanula rapunculoides</i>	6	---	---	51.3
<i>Ligustrum vulgare</i>	7	---	---	51.1
<i>Cornus mas</i>	4	---	---	50.7
<i>Geum urbanum</i>	6	---	---	50.6
<i>Clinopodium vulgare</i>	6	---	---	48.9
<i>Rhamnus cathartica</i>	7	---	---	47.6
<i>Acer campestre</i>	7	---	---	47.2
<i>Pyrus species</i>	7	---	---	46.7
<i>Prunus spinosa</i>	7	---	---	45.5
<i>Crataegus species</i>	7	---	---	45.4
<i>Cornus sanguinea</i>	4	---	---	43.5
<i>Brachypodium pinnatum</i>	6	---	---	43.2
<i>Pyrethrum corymbosum</i>	6	---	---	39.7
<i>Acer campestre</i>	4	---	---	36.9

Pro postihnutí variability vegetace v rámci místa s pravděpodobným umístěním plochy bylo pro každou z patnácti vybraných ploch vygenerováno sedm náhodných bodů. Při generování těchto bodů byl postup stejný jako v předchozí části (kap. 2.2.2), tj. s pomocí známých proměnných z původní studie (lesní oddělení, nadmořská výška, sklon a orientace svahu) bylo v programu ArcGIS 9.3 vymezeno území, kde se stará plocha pravděpodobně nacházela. Rozdíl oproti předchozímu postupu byl ten, že byly rozšířeny intervaly jednotlivých proměnných, takže území, kam bylo možné snímky umístit bylo větší než území s jednotlivými opakovanými snímky. U nadmořské výšky bylo k původní hodnotě přidáno ± 20 metrů, u sklonu svahu $\pm 10^\circ$ (u roviny $+10^\circ$), u orientace svahu 55° kolem střední hodnoty dané geografickým azimutem v osmi kategoriích (S, SV, V, JV, J, JZ, Z, SZ), kategorie se tedy mírně překrývají.

Celkový počet těchto bodů je tedy 105 (3 skupiny vegetace * 5 míst * 7 bodů). Body představují středy kruhových ploch o velikosti 500 m², kde byl proveden fytocenologický snímek identickým způsobem jaký byl popsán v kap. 2.2.3. Snímky se svou plochou mohly překrývat. Na rozdíl od předešlého postupu plochy nebyly posouvány, pokud do nich zasahovala cesta. Posunutí plochy snímku by v řadě případů znamenalo nežádoucí překryv se sousedním snímkem. Postup editace dat byl shodný s předešlým postupem (kap. 2.2.4).

2.3.2. Analýza dat

Ke srovnání relativních rozdílů v časovém posunu vegetace a její prostorové heterogenity bylo využito Bray-Curtisovy vzdálenosti (míry nepodobnosti) mezi snímky. Bray-Curtisova vzdálenost se pohybuje v rozmezí 0-1, přičemž vzdálenost 0 znamená, že dva snímky jsou zcela stejné, a naopak vzdálenost 1, že dva snímky jsou si zcela nepodobné. Heterogenita vegetace v prostoru je vyjádřena jako průměrná vzájemná vzdálenost sedmice fytocenologických snímků provedených na místě jedné původní plochy. Heterogenita vegetace v čase je vyjádřena třemi způsoby. Tím prvním je Bray-Curtisova vzdálenost mezi odpovídajícím starým snímkem a novým snímkem ze sedmice, který byl tomu starému nejpodobnější, tj. mezi nimi byla B-C vzdálenost nejnižší. Tím druhým způsobem vyjádření heterogenity vegetace v čase je vzdálenost mezi starým snímkem a novým snímkem ze sedmice, který se od starého nejvíce lišil, tj. B-C vzdálenost byla nejvyšší. Rozdíl mezi oběma extrémy vyjadřuje možný rozptyl v časové změně, alespoň pokud se týče jejího zachycení fytocenologickými snímky umístěnými popsáním způsobem. Třetím způsobem vyjádření heterogenity v čase je B-C vzdálenost mezi starým a opakovaným snímkem, vybráno bylo z 57 párů pouze odpovídajících 15

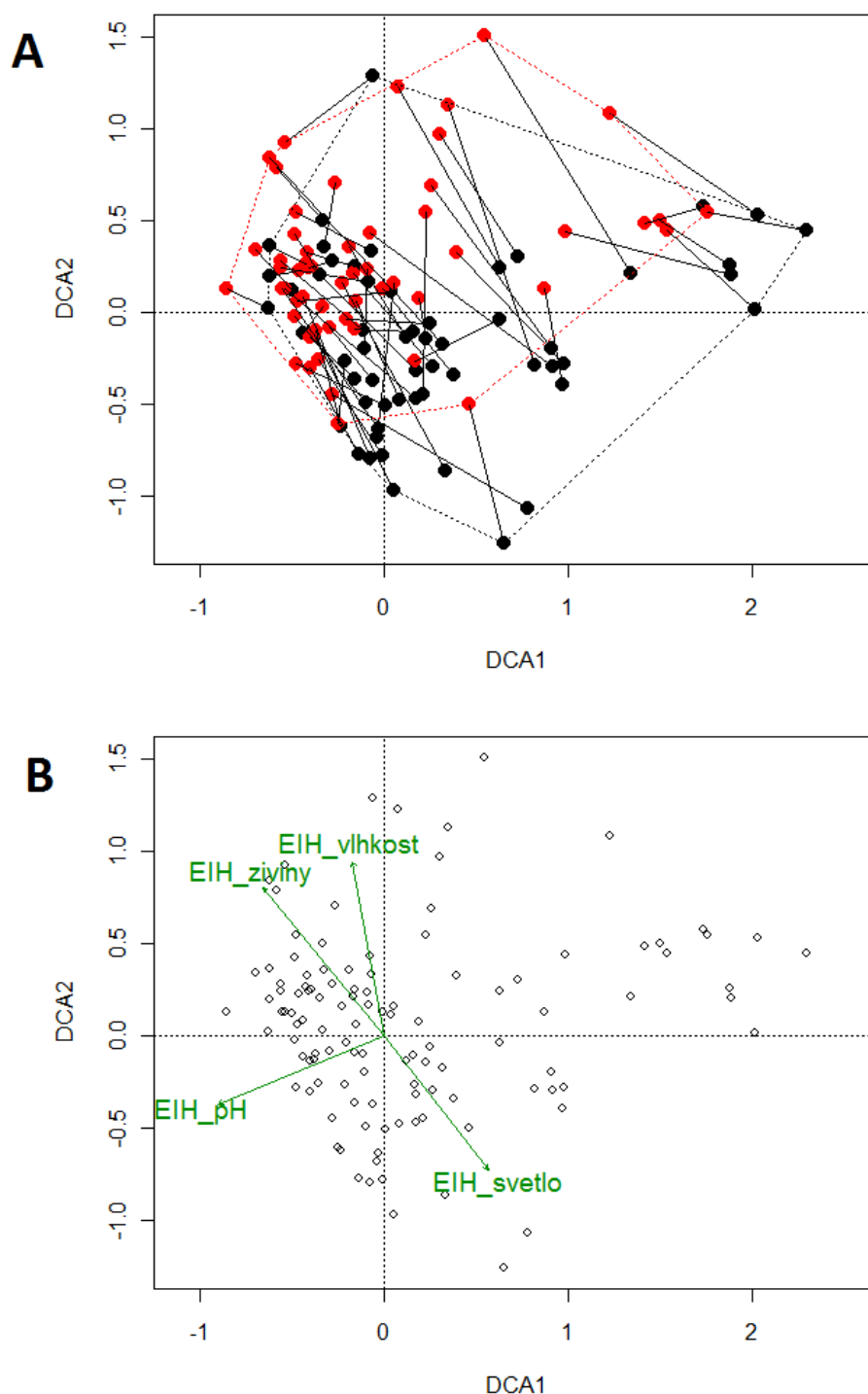
párů ploch. Obdobný postup použili např. Ross *et al.* (2010). Rozdíl mezi heterogenitou vegetace v prostoru a v čase byl testován pomocí ANOVY a Tukeyho testu mnohonásobných porovnání. Rozptyl dat byl otestován pomocí Bartlettova testu homogenity variancí.

3. Výsledky

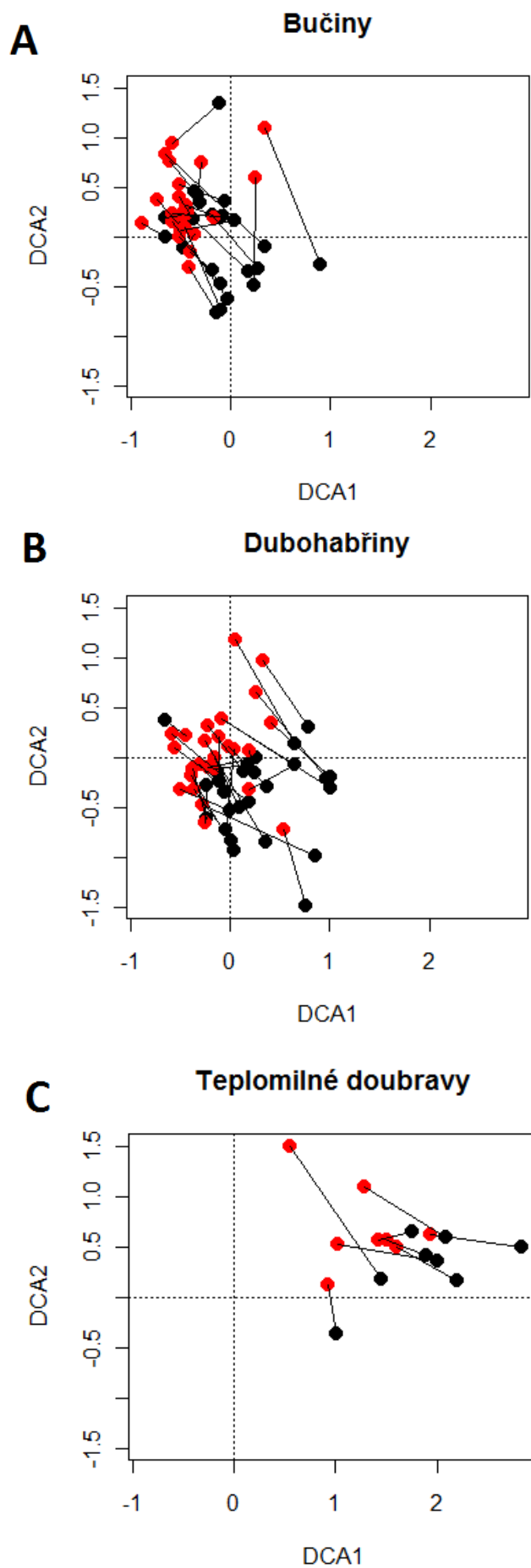
3.1. *Změna vegetace*

3.1.1. Celková změna vegetace

Z ordinačních analýz bylinného patra listnatých lesů v Českém krasu je zřejmé, že se celkové složení vegetace za uplynulých padesát let změnilo. Ukazuje se posun společenstev (Obr. 4a, analýza DCA). Z pasivně promítnutých Ellenbergových indikačních hodnot, které signifikantně korelovaly s ordinačními osami, je patrné, že se směrem hlavní osy koreluje EIH pro půdní pH a slabě pak EIH pro světlo a živiny. Ve směru druhé osy jde vektor pro vlhkost a slabě také světlo a živiny (Obr. 4b). Hlavní trend posunu ve druhovém složení v prostoru 1. a 2. ordinační osy jde vizuálně přibližně ve směru levého horního rohu. Jde tedy pravděpodobně o trend snižování intenzity světla v podrostu a narůstání půdní vlhkosti a živin. Naopak půdní reakce se změnami vegetace pravděpodobně nekoreluje, změny probíhají napříč gradientem půdního pH. Změna vegetace v rámci rozlišených typů vegetace bučin, dubohabřin a teplomilných doubrav je znázorněna na Obr. 5. Je patrné, že směr hlavního trendu je celkem shodný u všech tří typů vegetace.

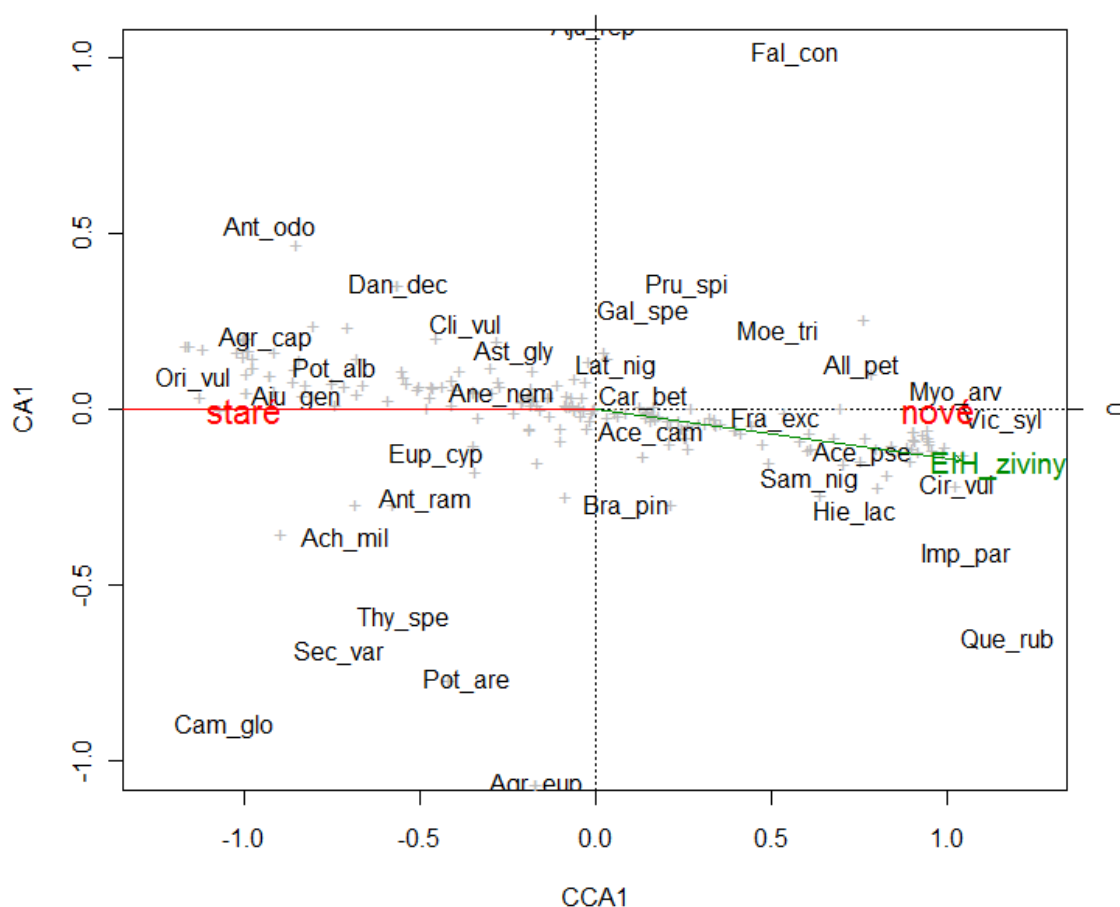


Obr. 4: Graf analýzy DCA. (a) Spojené dvojice bodů představují snímky z jedné plochy pasivně rozlišené na staré z průzkumu v 50. letech (černé body) a nové z přítomnosti (červené body). Zobrazena je první (7.3 % vysvětlené variability v datech) a druhá osa (5.3 % vysvětlené variability). (b) Do grafu s plochami jsou pasivně promítnuty statisticky významné ($p < 0.05$) Ellenbergovy indikační hodnoty. Jsou to EIH pro živiny, vlhkost, světlo a půdní reakci (pH).



Obr. 5: Analýza DCA (stejná jako pro Obr. 4), zobrazení podle typu vegetace – (a) bučiny – 23 párů ploch, (b) dubohabřiny – 26 párů, (c) teplomilné doubravy – 8 párů. Trend změny je ve všech typech podobný.

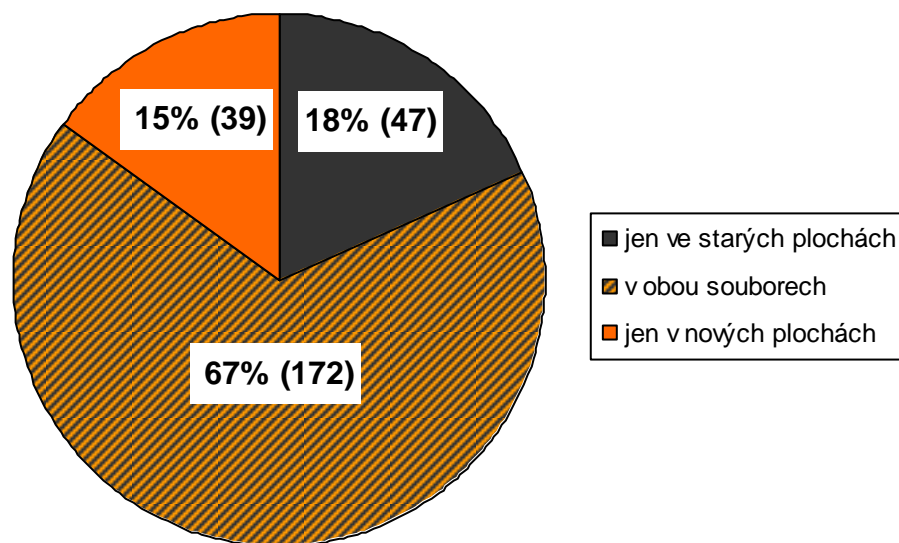
Přímá analýza CCA (Obr. 6) je na první ose omezena příslušností snímku ke starému či novému snímkování a ukazuje tak variabilitu vegetace ve směru času. Variabilita vysvětlená časem je 2.4 % z celkové variability druhového složení vegetace. Druhá ordinační osa vysvětluje 3.3 %. Při použití dat bez vzácných druhů první osa vysvětlí 3.9 %, druhá osa 2.6 % variability danou vegetačním složením. Permutační test průkaznosti kanonické osy při 999 permutacích omezených v rámci páru ploch vyšel statisticky průkazně ($p = 0.001$). Trend časové změny je dokreslen pasivním promítnutím signifikantní EIH pro živiny, která naznačuje narůstající eutrofizaci prostředí v čase.



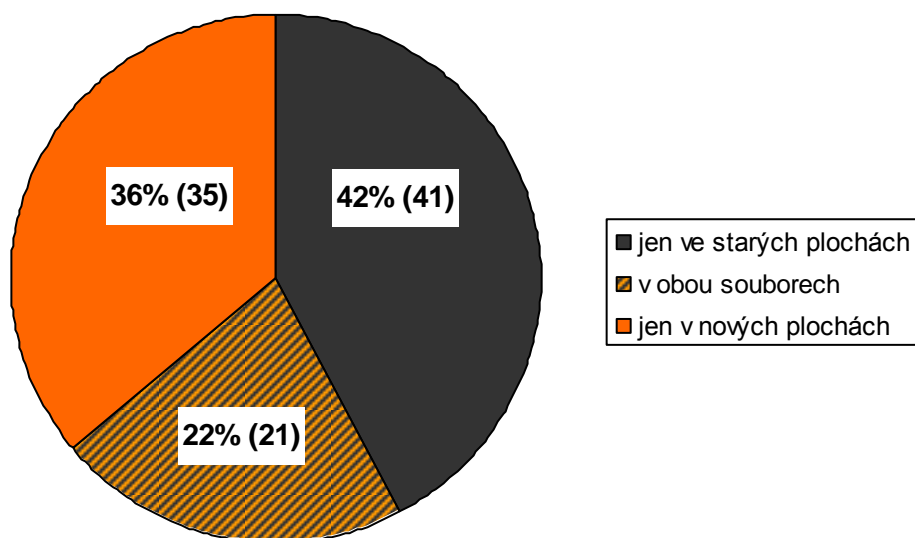
Obr. 6: Přímá ordinační analýza CCA s časem jako proměnnou prostředí (staré/nové snímky) na první ose a s odstraněním vlivu prostorové variability mezi plochami pomocí kovariáty (kód páru ploch). První ordinační osa vysvětluje 2.4 % variability, druhá osa 3.3 % variability. Permutační test průkaznosti kanonické osy vyšel průkazně $p = 0.001$. Do grafu je pasivně promítnut vektor jediné statisticky významné EIH – pro živiny. Pozice nejčastěji se vyskytujících druhů jsou vyznačeny pomocí zkratk, jejichž seznam je uveden v příloze 1, ostatní druhy jsou zobrazeny pomocí křížků. Několik odchylných druhů na druhé ose jsou mimo výřez.

3.1.2. Změna diverzity

Z celkového počtu 258 druhů v obou souborech snímků se 67 % vyskytuje v obou souborech, 18 % pouze ve starých snímcích a 15 % pouze v nových (Obr. 7). Ze vzácných druhů, tedy těch, které se v celém souboru snímků vyskytovaly maximálně ve třech plochách, se 22 % vyskytuje v obou souborech, 42 % jen ve starých snímcích a 36 % pouze v nových snímcích (Obr. 8).



Obr. 7: Procentuální poměry výskytu všech druhů ($n = 258$), které se vyskytují pouze ve starých, pouze v nových nebo v obou souborech snímků. V závorkách jsou uvedeny absolutní počty druhů.

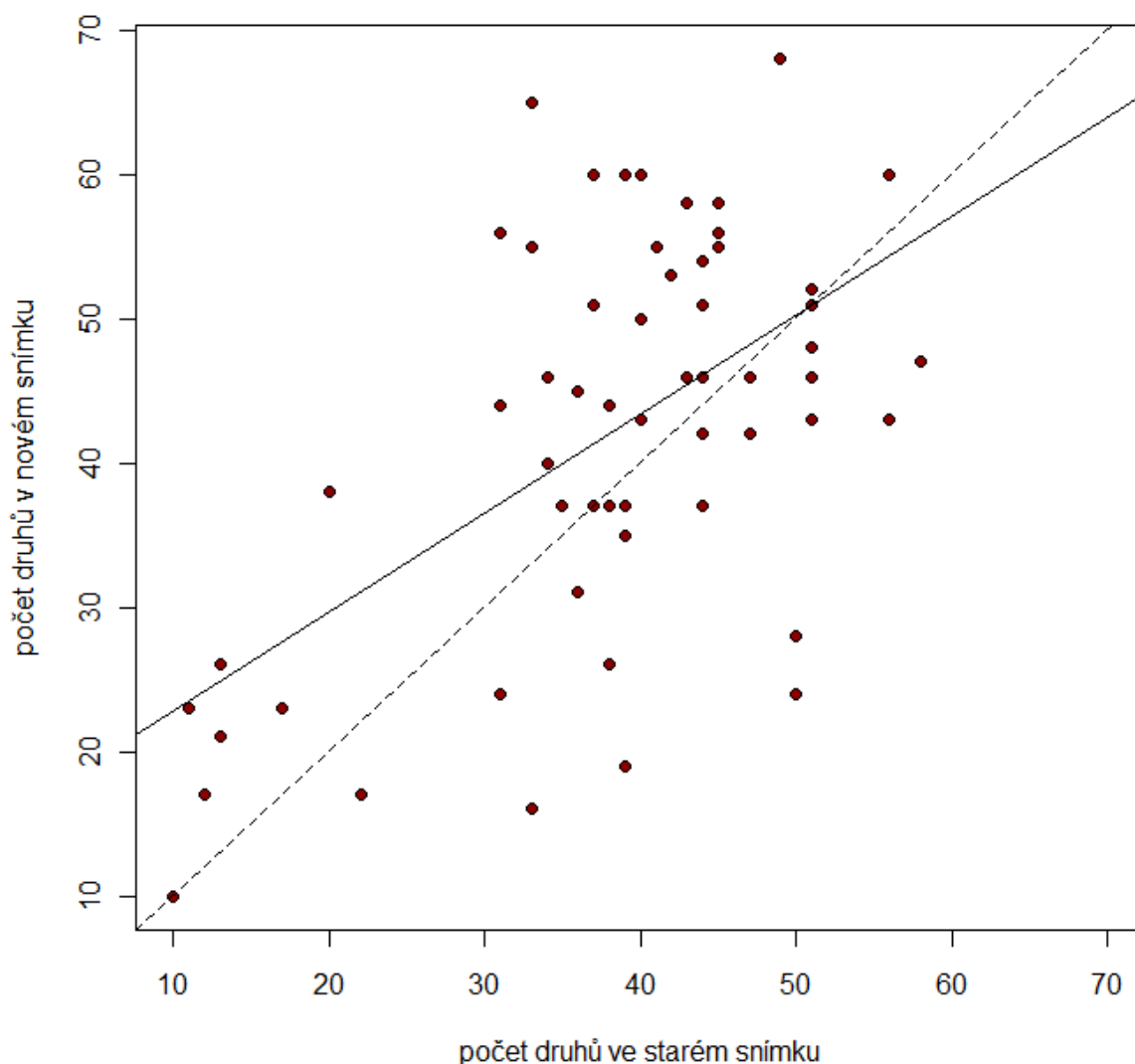


Obr. 8: Procentuální poměry výskytu vzácných druhů ($n = 97$), tedy těch, které se v celém souboru snímků vyskytovaly maximálně ve třech plochách, a jejich zastoupení pouze ve starých plochách, pouze v nových plochách anebo v obou souborech. V závorkách jsou uvedeny absolutní počty druhů.

Alfa-diverzita vyjádřená jako počet druhů na plochu se průkazně zvýšila (párový t-test, $p = 0.02$, Obr. 9). Základní statistické parametry rozložení druhové bohatosti jsou uvedeny v Tab. 3.

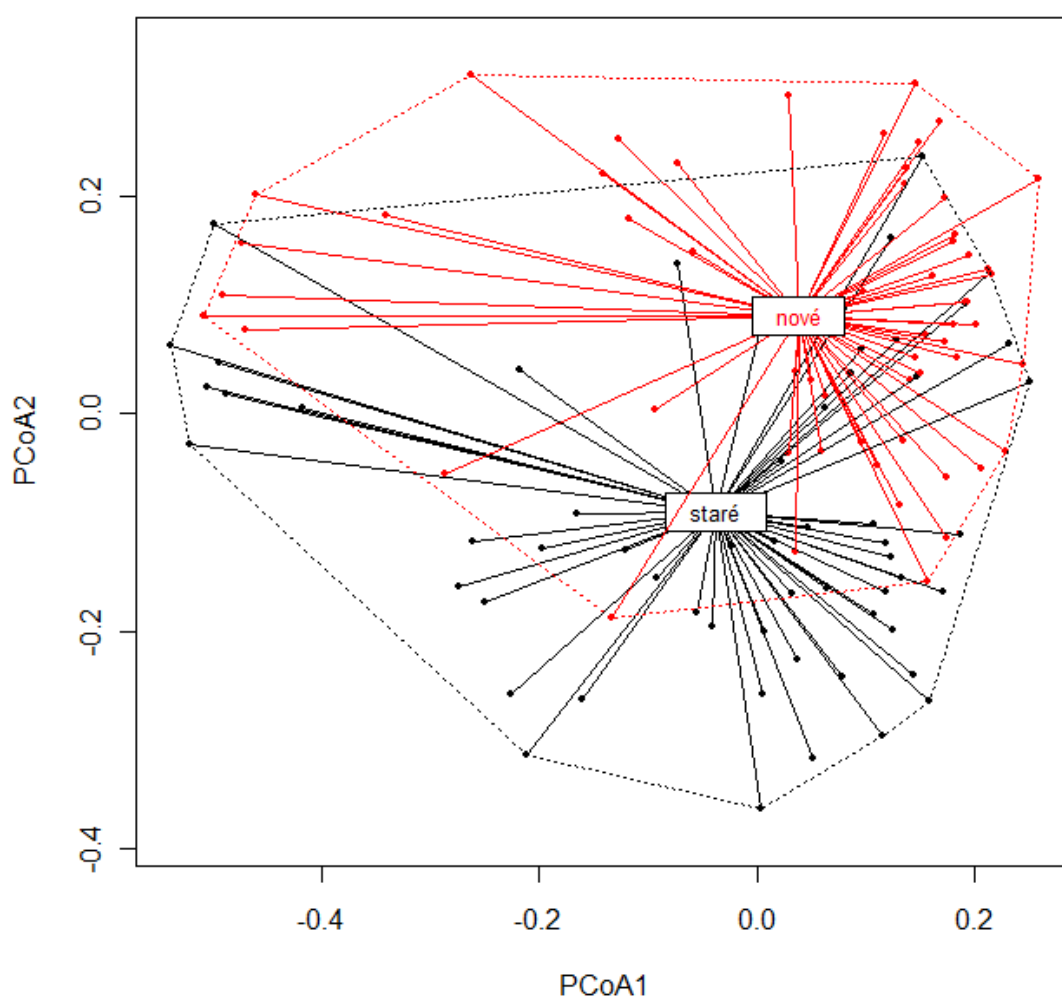
Tab. 3: Rozložení druhové bohatosti starého a nového souboru snímků. Uveden je průměrný počet druhů ve snímku, medián a hodnoty minima a maxima.

	staré snímky	nové snímky
průměr	38.2	42.1
medián	39	44
minimum	10	10
maximum	58	68

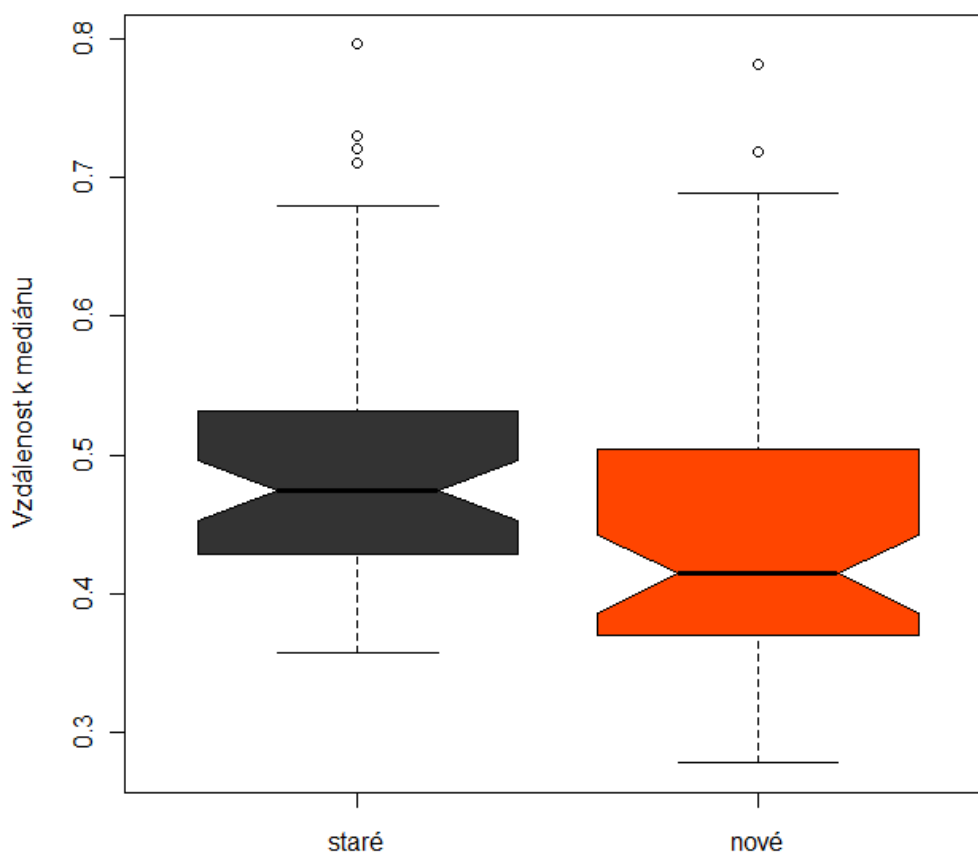


Obr. 9: Vztah mezi počtem druhů ve starém a novém snímku. Čárkovaná přímka vyjadřuje stav, když by neproběhla žádná změna (nulová hypotéza). Plná přímka je regresní přímka vztahu. Úhel mezi přímkami naznačuje, že chudé a středně bohaté plochy se obohatily, zatímco nejbohatší se mírně ochudily.

Srovnání beta-diverzity obou souborů snímků pomocí porovnání Bray-Curtisových nepodobností (Obr. 10) ukázalo, že v souboru starých snímků je vzdálenost jednotlivých ploch od mediánu skupiny signifikantně vyšší než je tomu u nových snímků (permutační test homogenity disperzí v mnohorozměrném prostoru, počet permutací = 199, $p = 0.005$). Tedy, že starý soubor je více heterogenní než nový soubor snímků. Příčiny z hlediska rozložení vzdáleností ukazuje Obr. 11. Hlavní podíl na rozdílech vzdáleností mají snímky rozložené v mezikvartilovém rozpětí a v dolním kvartilu. Vzdálenější kvartil snímků se z hlediska rozptylu mezi oběma soubory příliš neliší, což vysvětluje vizuálně podobný rozptyl obou souborů patrný z Obr. 10.



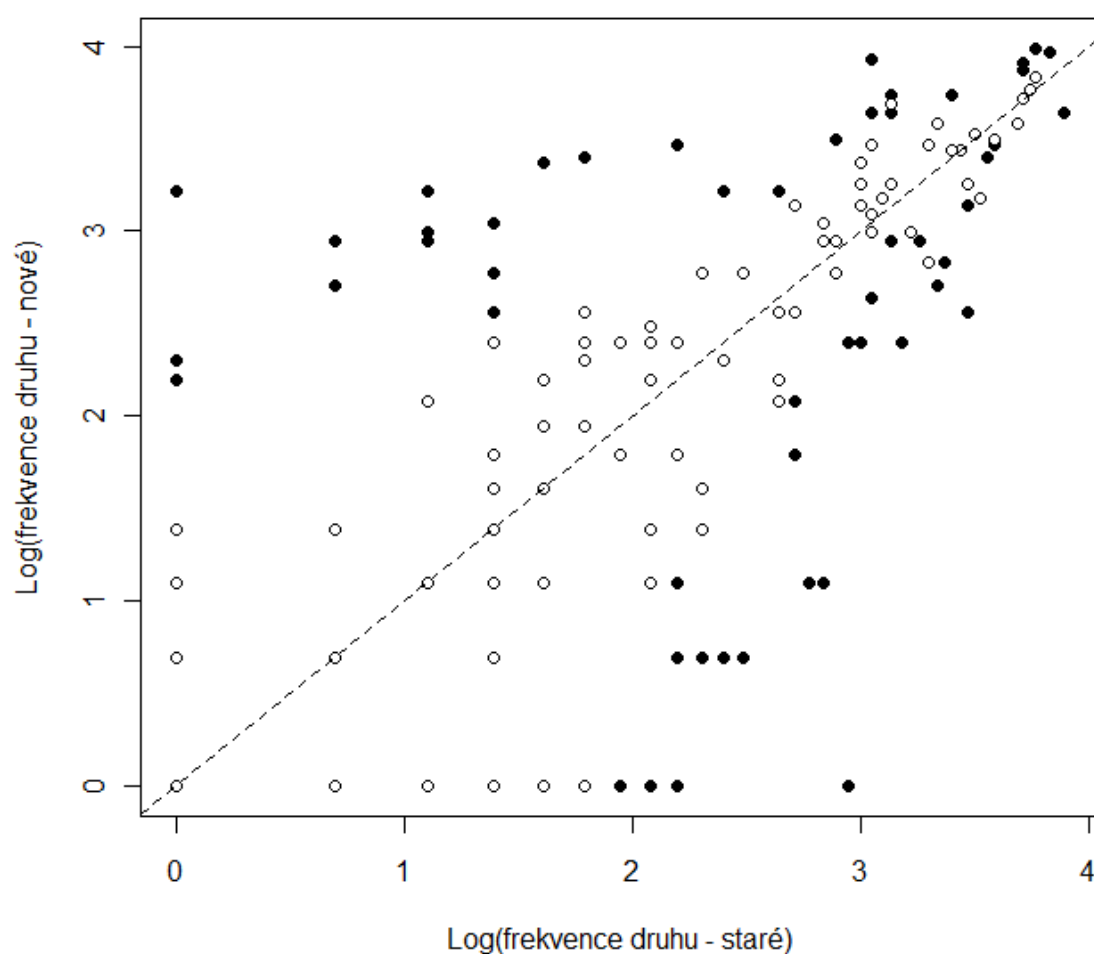
Obr. 10: Heterogenita druhového složení ve skupinách starých a nových snímků. Zobrazeny jsou spojnice od snímků k mediánu skupiny (obdélníček se jménem skupiny) v mnohorozměrném prostoru Bray-Curtisových nepodobností mezi snímky.



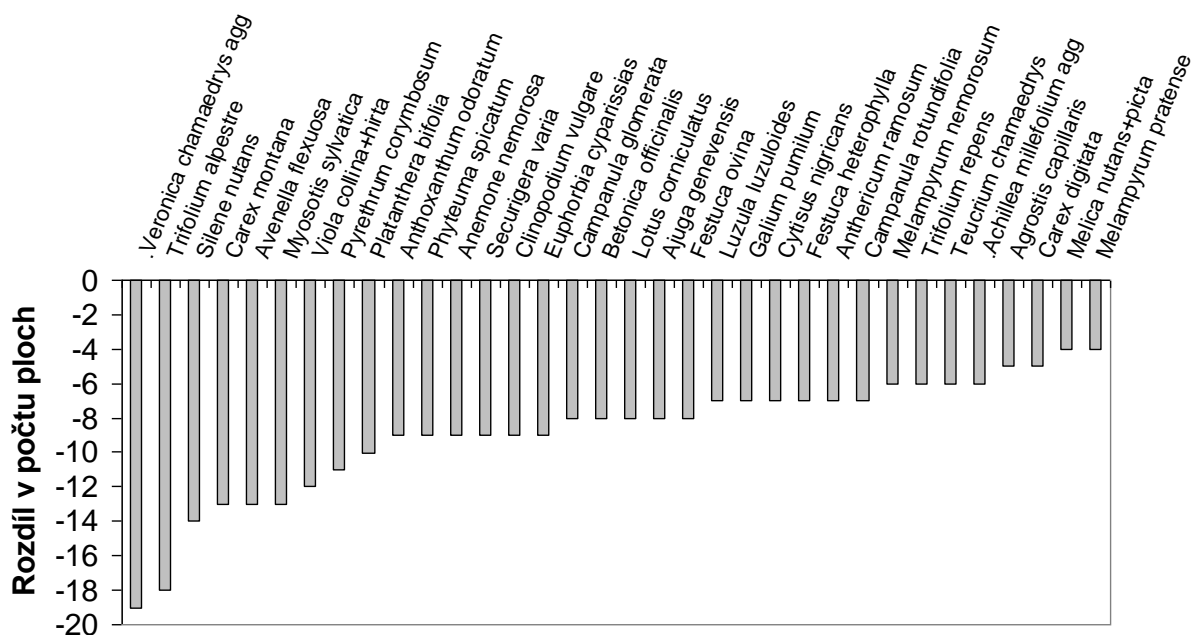
Obr. 11: Rozložení vzdáleností k mediánu skupiny v mnohorozměrném prostoru Bray-Curtisových nepodobností mezi snímky. Rozdíly testovány pomocí permutačního testu homogenity disperzí v mnohorozměrném prostoru, počet permutací = 199, $p = 0.005$. V krabicovém diagramu je zobrazen medián hodnot, první a třetí kvartil, úsečky značí rozpětí a body jsou odlehlé hodnoty dále než $3/2$ mezikvartilového rozptylu. Klíny jsou grafickou pomůckou, pokud se klíny krabicových diagramů nepřekrývají, je to významný náznak toho, že se mediány skupin průkazně liší.

3.1.3. Změna druhového složení vegetace

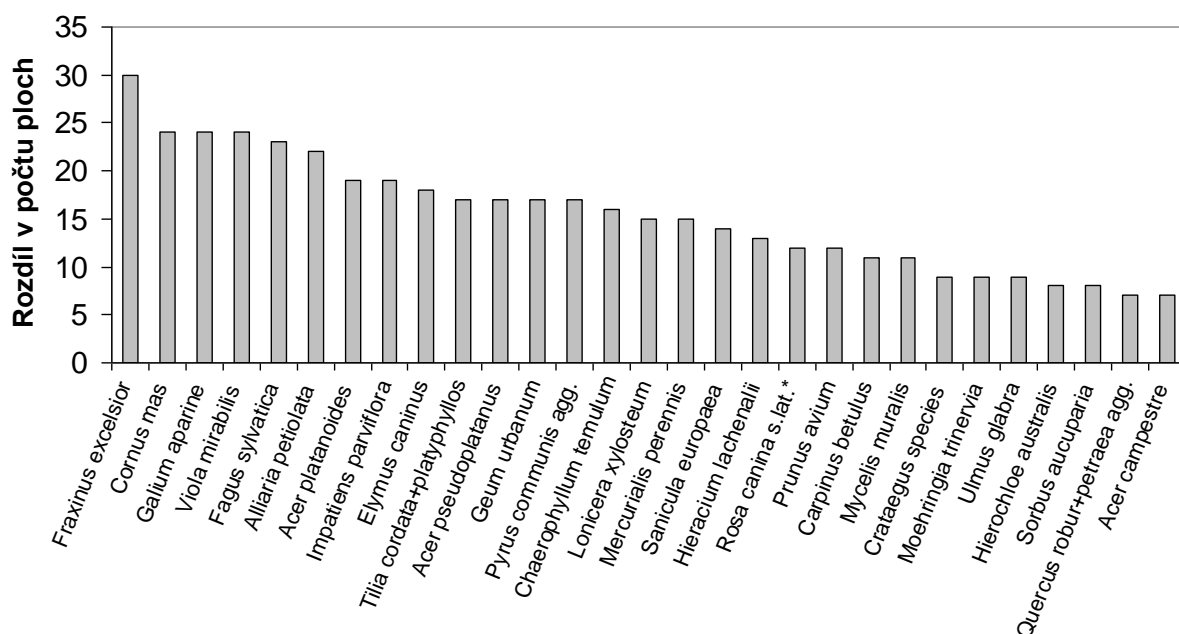
Celková změna vegetace je způsobena změnou na úrovni druhů. Z celkového počtu druhů z obou průzkumů ($n = 258$) se signifikantně změnil výskyt v čase téměř u čtvrtiny z nich (24.4 %) (Obr. 12). Druhů, které signifikantně ubyly, je 34 a naopak druhů nyní signifikantně hojnějších je 29. Tyto druhy jsou uvedeny na Obr. 13 a Obr. 14.



Obr. 12: Rozdíly mezi frekvencemi druhů mezi oběma soubory snímků. Body představují jednotlivé druhy. Nad úhlopříčkou jsou druhy, které přibýly, pod úhlopříčkou jsou druhy, které ubyly. Plná kolečka jsou druhy jejichž změna v čase je signifikantní ($p < 0.05$ po Šidákově korekci).



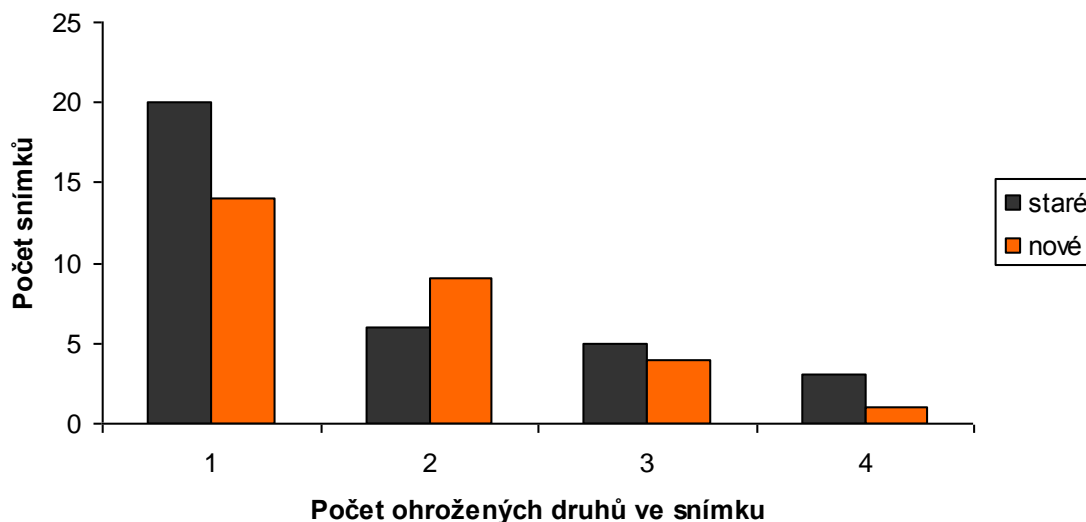
Obr. 13: Druhy signifikantně hojnější ($p < 0.05$ po Šidákově korekci) v souboru starých snímků. Osa y zobrazuje rozdíl v počtu ploch s daným druhem v novém souboru minus počet ploch ve starém souboru snímků. Celkový počet těchto druhů je 34.



Obr. 14: Druhy signifikantně hojnější ($p < 0.05$ po Šidákově korekci) v souboru nových snímků. Osa y zobrazuje rozdíl v počtu ploch s daným druhem v novém souboru minus počet ploch ve starém souboru snímků. Celkový počet těchto druhů je 29

Ohrožené druhy z kategorií C2 a C3 v čase ubyly (C1 se v souboru snímků vůbec nevyskytuje). Počty snímků, kde se v zastoupení od jedné do čtyř (maximum) vyskytovaly ohrožené druhy, jsou uvedeny na Obr. 15. Největší pokles mezi ohroženými druhy byl zaznamenán u druhu *Platanthera bifolia* (dříve ve 12 plochách, nyní ve dvou) a

Melampyrum cristatum. Naopak, vzrůst v četnosti byl zachycen u druhu *Melittis melisophyllum* (dříve v 15 nyní ve 23 plochách). Zajímavý je nově zachycený druh *Campanula bononiensis* (C2), který v celém původním průzkumu nebyl zaznamenán ani na jedné ploše (ze 153 ploch).



Obr. 15: Histogram výskytu ohrožených druhů (spojené kategorie C2 a C3) v souboru starých a nových snímků. Je patrný úbytek snímků s výskytem ohrožených druhů v čase.

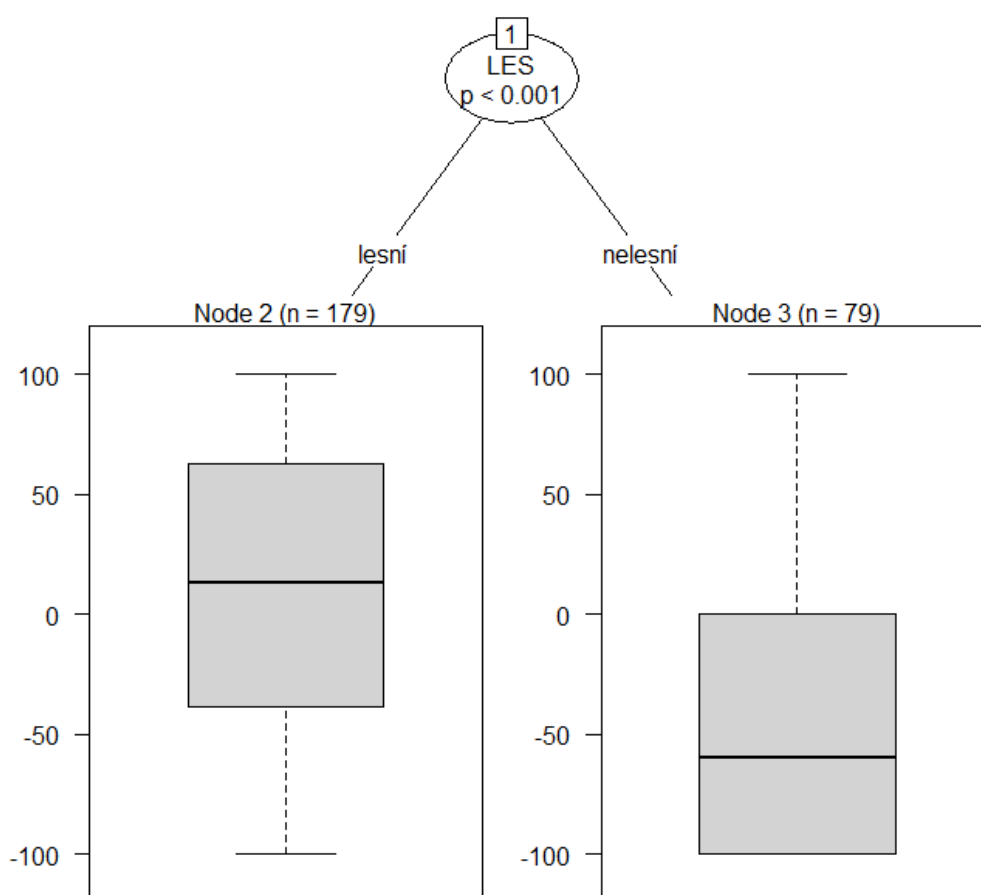
Invazní a naturalizované druhy ve snímcích, jak je patrné z Obr. 16, v čase zřetelně přibýly. Ve starém souboru snímků se vyskytovaly v devíti plochách, v novém souboru pak celkem ve třiceti plochách. Nejvýznamnější invazní druh, který se ve starých snímcích vůbec nevyskytoval a nyní je mezi invazními a naturalizovanými druhy nejčetnější, je netýkavka malokvětá (*Impatiens parviflora*).



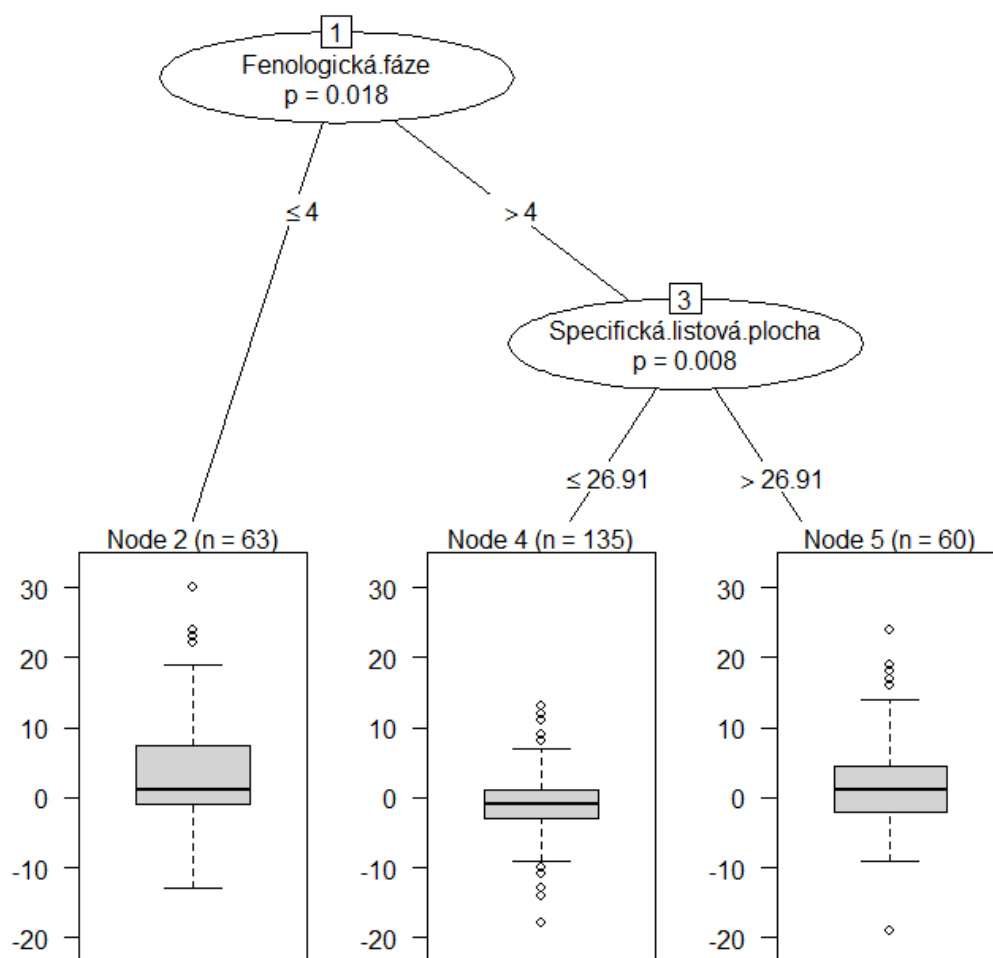
Obr. 16: Histogram výskytu invazních a naturalizovaných druhů v souboru starých a nových snímků. Zjevný je nárůst počtu ploch s těmito druhy.

3.1.4. Změna podmínek prostředí podle funkčních vlastností

Změny ve výskytu druhů ve společenstvech nejsou ekologicky náhodné. Při zkoumání vysvětlení relativní změny frekvence (C) pomocí funkčních vlastností druhů vyšlo, že hlavním faktorem z řady uvažovaných je lesní nebo nelesní charakter vazby rostlin na prostředí. Ten signifikantně rozlišuje skupiny přibývajících a ubývajících druhů (Obr. 17). Testováním funkčních vlastností proti absolutní změně frekvence vyšlo najevo, že fenologická fáze kvetení a specifická listová plocha signifikantně rozlišují skupiny ubývajících a přibývajících druhů (Obr. 18).



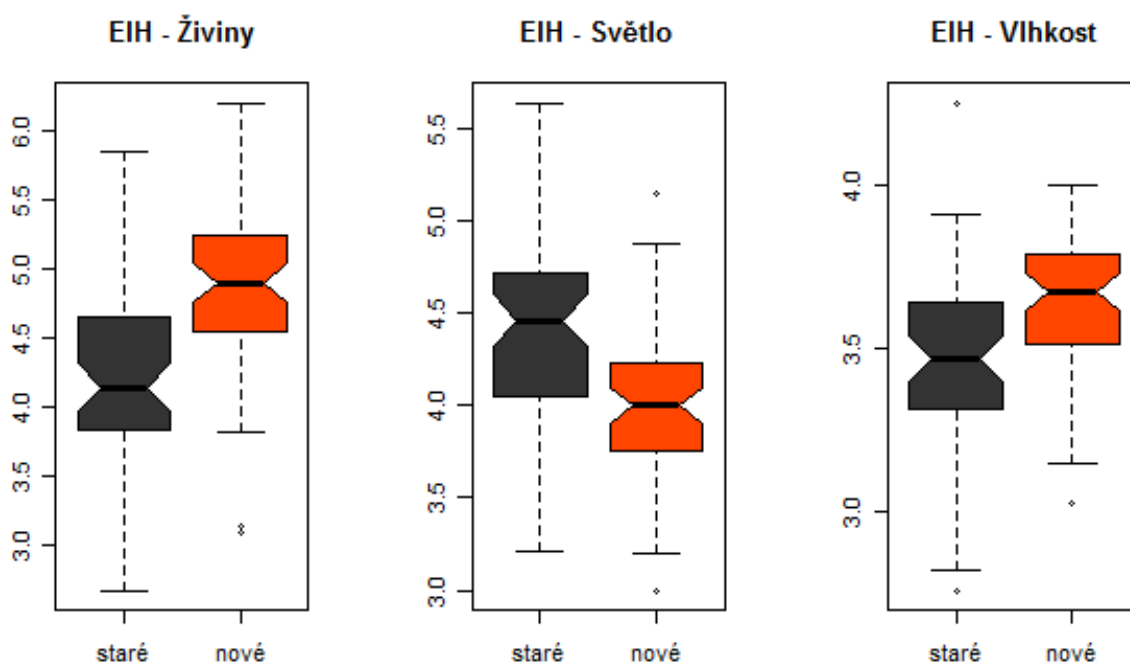
Obr. 17: Rozhodovací strom (*conditional inference tree*) predikuje funkční skupiny druhů, které ubývají a přibývají a jejich společné ekologické vlastnosti. V každém dělení stromu jsou testovány všechny druhové vlastnosti vstupující do analýzy a vybrána je ta vlastnost, která nejlépe rozlišuje mezi ubývajícími a přibývajícími druhy. Proces probíhá do té doby, dokud je dělení signifikantní. Závislá proměnná ve formě krabicových diagramů je v tomto případě relativní změna frekvence druhu (C) dávající větší váhu vzácným druhům. Hodnoty nad nulou jsou druhy přibývající, hodnoty pod nulou druhy ubývající. Jediná vlastnost, která zde rozděluje soubor druhů je lesní/nelesní charakter rostliny. V každém dělení stromu je uveden: název druhové charakteristiky, signifikance dělení (p -hodnota z permutačního testu), hodnoty druhové charakteristiky a počet druhů (n) v každé větvi.



Obr. 18: Rozhodovací strom (*conditional inference tree*) predikuje funkční skupiny druhů, které ubývají a přibývají a jejich společné ekologické vlastnosti. V každém dělení stromu jsou testovány všechny druhové vlastnosti vstupující do analýzy a vybrána je ta vlastnost, která nejlépe rozlišuje mezi ubývajícími a přibývajícími druhy. Proces probíhá do té doby, dokud je dělení signifikantní. Závislá proměnná ve formě krabicových diagramů je v tomto případě absolutní změna frekvence druhu. Hodnoty nad nulou jsou druhy přibývající, hodnoty pod nulou druhy ubývající. Vlastnosti, které rozdělují soubor druhů jsou jednak fenologická fáze kvetení (ordinálně uspořádané hodnoty: 1-předjaří, 2-začátek časného jara, 3-konec časného jara, 4-začátek pozdního jara, 5-konec pozdního jara, 6-začátek časného léta, 7-konec časného léta, 8-pozdní léto, 9-časný podzim) a specifická listová plocha (hodnoty se pohybují od 5.4 do 148, medián je 23.6 [mm²*mg⁻¹]). V každém dělení stromu je uveden: název druhové charakteristiky, signifikance dělení (*p*-hodnota z permutačního testu), hodnoty druhové charakteristiky a počet druhů (*n*) v každé větvi.

3.1.5. Změna podmínek prostředí podle EIH

Srovnání průměrných Ellenbergových indikačních hodnot pro snímek mezi oběma soubory snímků ukazuje, že vegetace se posunula směrem k více úživným společenstvům a ke společenstvům stinnějším a vlhkomilnějším. EIH pro živiny se v čase signifikantně zvýšily ($p = 0.007$). EIH pro světlo a vlhkost se snížily, rozdíl však není průkazný, ale p -hodnoty jsou poměrně blízké 0.05 (světlo $p = 0.09$, vlhkost $p = 0.07$) (Obr. 19). Rozdíl v EIH pro kontinentalitu, teplotu a půdní reakci vyšel jasně nesignifikantně.

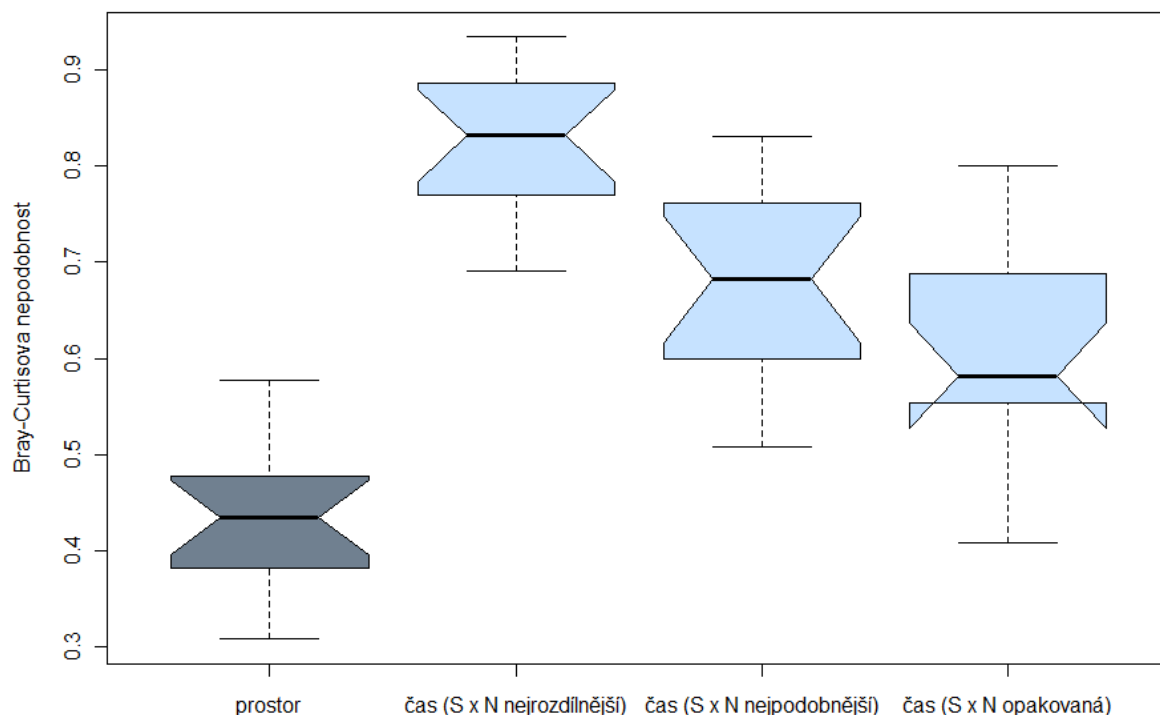


Obr. 19: Srovnání Ellenbergových indikačních hodnot pro živiny, světlo a vlhkost. Signifikantní je rozdíl v EIH pro živiny ($p = 0.007$). Rozdíl v EIH pro světlo ($p = 0.09$) a vlhkost ($p = 0.07$) nevyšel průkazný. V krabicových diagramech je zobrazen medián hodnot, první a třetí kvartil, úsečky značí rozpětí a body jsou odlehlé hodnoty dále než 3/2 mezikvartilového rozptylu. Klíny jsou grafickou pomůckou, pokud se klíny krabicových diagramů nepřekrývají, je to významný náznak toho, že se mediány skupin průkazně liší.

3.2. Vliv nepřesné lokalizace ploch

K zodpovězení otázky, jaký vliv mohla mít nepřesná lokalizace opakovaných snímků vzhledem k původním plochám, z hlediska posuzované časové změny tedy otázky, jak velká mohla být nechtěná příměs prostorové heterogenity vegetace, byly srovnány floristické vzdálenosti mezi snímky (Bray-Curtisova nepodobnost) několika způsoby. Ukázalo se, že potenciální chyba daná prostorovou variabilitou ve složení vegetace v rámci

pravděpodobného umístění plochy je průkazně menší než časová změna, která proběhla ve společnostech za posledních padesát let (Obr. 20).



Obr. 20: Srovnání heterogenity vegetace v prostoru a v čase pomocí míry Bray-Curtisovy nepodobnosti mezi snímky (hodnoty se pohybují v rozmezí 0-1, přičemž 0 znamená, že dva snímky jsou zcela stejné, a naopak hodnota 1, že dva snímky jsou si zcela nepodobné). Heterogenita v prostoru je vypočtena jako průměrná B-C nepodobnost mezi sedmicí snímků na jednom místě („prostor“). Heterogenita v čase je vypočtena jednak jako B-C nepodobnost mezi starým (S) a nejméně podobným novým (N) snímkem ze sedmice, jednak jako B-C nepodobnost mezi starým a nejpodobnějším snímkem ze sedmice snímků na jednom místě a konečně jako B-C nepodobnost mezi starým a opakovaným snímkem. Testováno ANOVOU, Tukeyho testem mnohonásobného porovnání. Jednotlivé kategorie se navzájem liší na hladině průkaznosti $p < 0.001$, kromě rozdílu mezi čas – nejpodobnější a čas – opakované, který nevyšel průkazný. V krabicovém diagramu je zobrazen medián hodnot, první a třetí kvartil, úsečky značí rozpětí. Klíny jsou grafickou pomůckou, pokud se klíny krabicových diagramů nepřekrývají, je to významný náznak toho, že se mediány skupin průkazně liší.

To znamená, že zjištěná změna mezi starými a novými snímky je pravděpodobně dána časovou změnou, nikoli vlivem prostorové variability v rámci rekonstruovaného rozsahu lokality s plochou. Toto platí v celém rozpětí odhadovaného vlivu prostorové variability, tedy jak v případě nepodobnosti mezi starým a nejméně podobným novým snímkem ze sedmice snímků na pravděpodobném místě plochy ($p < 0.001$), tak i v případě nepodobnosti mezi starým snímkem a nejpodobnějším novým snímkem ($p < 0.001$). Větší

než prostorová variabilita se taktéž ukázal být rozdíl mezi starým a jednotlivě opakovaným snímek ($p < 0.001$, ANOVA, Tukeyho test mnohonásobného porovnání).

4. Diskuse

Studie změn bylinného patra v listnatých lesích CHKO Český kras přinesla výsledky, které jsou v mnohém v souladu s publikovanými výzkumy z jiných území v České republice i v zahraničí. Hlavním přínosem je zhodnocení změny vegetace, která se na tomto území udála ve spojitosti se zásadní změnou hospodaření s lesy. Lesní bylinné patro se za posledních padesát let prokazatelně změnilo. Díky Ellenbergovým indikačním hodnotám a funkčním vlastnostem druhů lze usuzovat, jaké jsou hybné síly těchto změn. Výsledky mohou posloužit jako argumentace pro úpravu hospodaření v chráněných lesích v CHKO Český kras a srovnatelných územích. Dílčím přínosem této práce je zhodnocení vlivu nepřesné lokalizace opakovaných snímků. Tato problematika je zkoumána relativně vzácně a ještě z velké části na jiných typech vegetace než lesních. V rámci diskuse jsou zhodnoceny jednak metodické vlivy a jednak konkrétní výsledky, které jsou diskutovány a porovnány s výstupy jiných studií.

4.1. Metodické vlivy

4.1.1. Výběr území a referenčních dat

Český kras se svou velkou diverzitou geologického podkladu, stanovišť, historických i současných vlivů člověka na krajinu a se svou bohatou flórou a faunou tvoří velmi zajímavé a bohaté území, které je nejen díky těmto charakteristikám chráněno v rámci CHKO. Díky své jedinečnosti a výhodné poloze v blízkosti Prahy je opakovaně objektem nejrozumnějších výzkumů (Ložek 2011). Ke studii změn vegetace polopřirozených nížinných lesů je území Českého krasu velmi zajímavé a vhodné pro tento typ výzkumu. Oblast je dostatečně rozlehlá s relativně velkým pokryvem polopřirozených lesů, které zahrnují širokou škálu podmínek prostředí a lesních společenstev (Ložek *et al.* 2005). Velká část lesů se zde stala rezervacemi a v oblasti nedošlo k přeměně v jehličnaté kultury v takové míře, jako je tomu běžné v hospodářských lesích. Podobná území jsou v Čechách např. na Křivoklátsku, v Polabí, v Českém středohoří a na Moravě např. lesní komplexy Bílých Karpat.

Významným procesem ovlivňujícím změny vegetace nížinných lesů je změna hospodaření od tradičního výmladkového způsobu k vysokému lesu (Barkham 1992; Rackham 2008). V území Českého krasu začala probíhat systematická přeměna lesního hospodaření od 19. století, proces byl završen v polovině 20. století, kdy se definitivně

skončilo s režimem pařezení a doba obmýetí se výrazně prodloužila (Novák & Tlapák 1974, web 4).

Referenční materiál, ke které je vztahována dnešní podoba vegetace, je právě z poloviny 20. století, kdy se ještě v lesích promítal vliv intenzivního výmladkového režimu hospodaření (Samek 1964; Novák & Tlapák 1974). Více než padesátiletý odstup může dobře popsat časovou změnu lesní vegetace. Výsledky ukázaly, že tyto předpoklady byly správné a změny ve vegetaci Českého krasu jsou podobného rázu jako na jiných srovnatelných územích s vegetací nížinných lesů (Van Calster *et al.* 2007; Baeten *et al.* 2009; Kopecký *et al.* 2013). Kladem použití monografie V. Samka, jejíž cílem bylo celkově zmapovat lesní vegetaci území, je její obsáhnutí celé šíře spektra tehdejší vegetace.

Ze 153 osnímkovaných ploch v původní studii jich bylo zopakováno 57. Vyšší počet ploch by mohl podpořit vyšší průkaznost výsledků, podstatná však byla reprezentativnost výběru vzhledem k variabilitě vegetace. Ta byla vědomě omezena na polopřirozené lesy (vyloučeny byly jehličnaté kultury apod.), což je postup běžný v podobných studiích (Keith *et al.* 2009). Stejně tak je běžný počet ploch okolo 20 a výsledky jsou považovány za spolehlivé; viz Verheyen *et al.* (2012). Např. ve studii Hédla (2004) bylo 22 referenčních ploch, Bunna *et al.* (2009) 30 ploch. Především však záleží na velikosti území a variabilitě studované vegetace, takže samotný počet ploch není určujícím parametrem pro spolehlivost posouzení změny vegetace.

4.1.2. Zdroje zkreslení při opakovaném snímkování

Stejně jako jiné studie založené na opakování starých fytocenologických snímků, je i tento výzkum zatížen problémy, které vyplývají z metodických omezení. Při opakování ploch s delším časovým odstupem je obvyklé, že záznamy v každém období provádí různí lidé. Projevuje se zde chyba vlivem pozorovatele (*observer bias*). V datech se projevují rozdílná zkušenost, úsilí které badatelé věnují průzkumu plochy, různé odhady pokryvnosti, subjektivita v chápání taxonomických konceptů apod. K tomuto tématu byla publikována řada empirických studií (např. Lepš & Hadincová 1992; Klimeš 2003; Archaux *et al.* 2006). Tento vliv však nelze jednoduše podchytit. Zmírnění chyby pozorovatele bylo v případě této studie docíleno sloučením problematických nebo těžko určitelných druhů. Příznivější situace nastává, pokud lze přímo od autora původního výzkumu získat informace o metodice a bezprostředně konzultovat jednotlivé překážky, které se objeví, jako v případě studie Lameire *et al.* (2000) nebo Chytrý & Danihelka (1993). V tomto případě to však nebylo možné, jelikož původní autor již nežije a nebyly

nalezeny ani jeho terénní zápisníky dat. Výhodou je použití referenčních dat, jejichž autorem je pouze jeden člověk. Výsledky tak nejsou zkresleny dalšími potenciálními chybami, které by do dat mohly vstupovat s vyšším počtem badatelů (Klimeš *et al.* 2001).

Do zkoumané časové změny se také mohly promítnout krátkodobé výkyvy ve složení vegetace – nejčastěji sezonalita a meziroční fluktuace. K omezení této chyby se fytocenologické snímkování provádělo shodně s uvedenou metodikou (Mráz & Samek 1957) pouze v odpovídající sezóně – červnu, červenci a srpnu. Meziroční fluktuace ve složení vegetace se však přesto mohly projevit, jak naznačuje výsledek zkoumání otázky míry vlivu prostorové heterogenity vegetace v rámci pravděpodobné lokalizace plochy. Tato krátkodobá změna pravděpodobně může za odlišný výsledek tohoto srovnání od původního očekávání, což bude diskutováno dále (kap. 4.1.3).

Zásadní metodický vliv, který s sebou nese opakování fytocenologických snímků (starých i novějšího data), je nemožnost dohledání přesné polohy původních ploch. Existují výjimky – plochy značené přímo v terénu (značky na stromech, kovové tyče apod.), v tom případě však už jde o trvalé plochy ve smyslu Bakker *et al.* (1996). Používání nepřesně lokalizovaných ploch jako alternativy trvalých ploch se stává čím dál běžnějším, využili ho např. ve studii z Milovického lesa Hédli *et al.* (2010), z Dorsetu v jižní Anglii Keith *et al.* (2009) a mnozí další. Do zkoumané časové změny neoddelitelně vstupuje prostorová variabilita ve druhovém složení vegetace. Při volbě vhodného postupu je třeba uvažovat prostorové zrno vegetace, velikost snímkových ploch a hustotu rozmístění těchto ploch v prostoru (viz např. Brewer 1980).

V případě Samkovy studie nebyly plochy v terénu nijak vyznačeny a poloha byla zaznamenána pouze přibližně pomocí proměnných charakterizujících topografii terénu a lesní oddělení. V nové studii byla osnímkována vždy pouze jedna nová plocha odpovídající každé staré ploše. Určení její polohy bylo založeno na kombinaci dostupných informací a náhodného výběru, podobně jako ve studii z Belgie (Baeten *et al.* 2009). Snímkové plochy byly relativně velké (500 m²) a území s jejím pravděpodobným výskytem definované pomocí známých proměnných prostředí bylo vegetačně relativně homogenní. V několika případech bylo zřetelné, že plocha je pravděpodobně velmi blízko, či přímo na poloze původní plochy (např. podle ojedinělých starších jedinců jehličnanů). Plocha však z těchto důvodů nikdy nebyla posunuta na subjektivně více pravděpodobné místo polohy původní plochy. I přes problémy, které s sebou nese opakování nepřesně lokalizovaných starých ploch, je tento typ dat nenahraditelný a výsledky změn vegetace jsou cenné a při

volbě vhodného postupu sběru a vyhodnocení dat zpravidla věrohodné, a to i s vědomím jisté chyby, která do posouzení časové změny vstupuje (Chytrý *et al.* 2013).

Variantou výzkumu s využitím nepřesně lokalizovaných starých ploch založeném na párech starých a nových snímků je zaznamenání variability vegetace na území, kde původní plocha pravděpodobně ležela. Tento postup použili např. ve studii změn bučin Rychlebských hor Hédl (2004), v lesích jižního Wisconsinu Rogers *et al.* (2008). V zásadě stejný postup byl použit v této práci při posouzení vlivu prostorové variability. Stejnou logikou bylo motivováno srovnávání starých a floristicky nejvíce, resp. nejméně podobných nových snímků, případně snímků, které mohly být fyzicky nejbližší původní ploše (Hédl 2004; Ross *et al.* 2010).

4.1.3. Vliv nepřesné lokalizace snímků na pozorovanou změnu

Dílčí metodická část práce zhodnocuje do jaké míry jsou výsledky časové změny vegetace ovlivněny nepřesnou lokalizací ploch. K tomuto účelu bylo zaznamenáno celkem 104 fytocenologických snímků. Zvolený design se ukázal jako vhodný a zvládnutelný na hranici metodických možností vzhledem k rozpětí diplomové práce.

Obrat druhů, který byl v Českém krasu pozorován, byl převážně způsoben druhy s nízkou frekvencí výskytu. Podle Fischera & Stöcklina (1997) jsou to právě vzácné druhy, které falešný obrat druhů (*pseudo-turnover*) způsobují. Do zkoumané časové změny se prostorová variabilita vegetace nutně promítla, pravděpodobně hlavně díky málo početným druhům. Přesto se však ukázalo, že prostorová heterogenita vegetace, a tedy potenciální *pseudo-turnover*, je v rámci zkoumaných lokalit průkazně menší než zachycená časová změna. Fischer & Stöcklin (1997) a Ross *et al.* (2010) zkoumali míru *pseudo-turnoveru* na společenstvech nelesní vegetace a došli k podobným výsledkům. Výsledek přispěl k již zmíněné argumentaci, že i v případě společenstev listnatých lesů se opakování ploch, jejichž poloha není přesně známa, zdá být i přes tuto nevýhodu dobrým zdrojem dat, který lze využít ke zjištění a interpretaci proběhlých změn.

Očekávaný výsledek srovnání tří způsobů posouzení časové změny byl, že srovnání mezi starým a samostatně opakovaným snímkem (což byl standardní postup na všech 57 lokalitách) padne mezi obě extrémní srovnání – tedy mezi starým a nejpodobnějším novým snímkem a mezi starým a nejméně podobným novým snímkem (vždy ze sedmice nových snímků na lokalitě). Výsledné srovnání však dopadlo zčásti odlišně. I když rozdíl nevyšel statisticky průkazně, srovnání mezi starým a jednotlivě opakovaným snímkem je blíže prostorové variabilitě než je srovnání mezi starým a nejvíce podobným novým snímkem.

Možná interpretace je, že se projevuje vliv meziročních změn vegetace (Dodd *et al.* 1995). Opakované snímky na 57 plochách byly totiž sbírány během tří sezón (2010 až 2012), kdežto snímky na výzkum vlivu nepřesné lokalizace na 15 plochách pouze během jedné sezóny 2012. Shodou okolností se tato sezóna lišila od původního průzkumu v 50. letech méně než souhrn nejpodobnějších snímků provedené během uvedených tří sezón. Vliv může mít i výběr ploch k testování vlivu nepřesnosti lokalizace ploch (nemusí představovat z hlediska variability reprezentativní výběr) a také postupné zlepšování znalosti determinace druhů v průběhu výzkumu. Oba efekty však pravděpodobně nejsou příliš velké.

4.2. Změny vegetace a prostředí

Změny ve vegetaci nížinných lesů mají více možných příčin. Na území CHKO Český kras je považován za nejvýznamnější motor změn změna lesního hospodaření, ačkoli velký vliv mohou mít i depozice dusíku (Hofmeister *et al.* 2004). Lesy v podobě nízkého lesa se zde pěstovaly v intenzivním režimu již ve středověku (Novák & Tlapák 1974) a teprve během 19. století začalo postupné převádění na vysoký les. Výsledky této práce budou vztahovány především k tomuto vlivu s vědomím toho, že svůj podíl na změně mají jistě i další výše zmíněné faktory.

4.2.1. Celková změna vegetace

V lesích Českého krasu za posledních padesát let došlo k průkazné změně v bylinném patře. Studie, které se věnují dlouhodobým změnám v nížinných lesích, dochází k obdobným výsledkům, do kterých se promítají lokální podmínky daných území. Ordinační analýza dat ukázala, že změny ve vegetaci mají v Českém krasu celkem jednotný trend napříč všemi studovanými typy společenstev – bučinami, dubohabřinami a teplomilnými doubravami. Podle Härdtleho *et al.* (2003) se reakce jednotlivých vegetačních typů na změnu podmínek prostředí může velmi lišit. V doubravách a smíšených doubravách s bukem je reakce vegetace především na množství světla, kdy s rostoucím zástínem klesá druhová diverzita. V mezických a eutrofních bučinách efekt většího zástínu nemá žádný vliv, ale naopak se zde projeví efekt změny vlhkosti a živin v půdě a také změna půdní reakce. Nezachycení rozdílů mezi vegetačními typy v Českém krasu může být způsobeno tím, že plochy byly rozděleny hlavně s cílem pokrýt variabilitu vegetace pro dílčí výzkum, a ne přesně vymezit syntaxonomické jednotky. Klasifikace byla sice provedena v souladu se základní literaturou (Chytrý *et al.* 2001), avšak

syntaxonomická jednotka byla pouze pomocným nástrojem popisu. Shodný trend vývoje napovídá, že v reakci na změnu podmínek prostředí se vymezené kategorie výrazně neliší.

4.2.2. Změna diverzity

Gama-diverzita území Českého krasu se v čase mírně snížila, není to však vzhledem k rozsahu studovaného území výrazná změna. Většina druhů, která ovlivňuje změnu gama-diverzity, jsou druhy vzácné. V literatuře jsou výsledky obdobné – gama-diverzita se v čase snižuje (Taverna *et al.* 2005; von Oheimb & Brunet 2007; Hédli *et al.* 2010), ale někde je patrný i nárůst (Thimonier 1992). Spíše než k poklesu druhové bohatosti zde došlo k obměně vegetačního složení. Zvýhodněny jsou druhy tolerující nebo adaptované změněné podmínky prostředí.

Jak zjistil Kopecký *et al.* (2013) ve společenstvech teplomilných lesů na Děvině, diverzita tamější vegetace v čase výrazně poklesla, přičemž se ukázal i pokles na jednotlivých plochách. V Českém krasu se však alfa-diverzita průkazně zvýšila. Plochy, které měly dříve menší počet druhů se mírně obohatily a naopak, stejně jako ve studii Keith *et al.* (2009) nebo Barkham (1992). Pravděpodobně se v rámci strukturní homogenizace lesa a možná také plošným vlivem dusíkatých spadů (Gilliam 2006) se zmenšily rozdíly mezi podmínkami prostředí na plochách. V důsledku toho, se pak na plochy, které byly v určitých faktorech dříve extrémní, rozšířily druhy, jejichž výskyt byl dříve limitován specifickými podmínkami.

Ve studiích založených na opakování fytocenologických snímků není patrný jasný celkový trend změny počtu druhů na ploše. V některých územích v čase alfa-diverzita klesá (Lameire *et al.* 2000; Kopecký *et al.* 2013), jinde roste (Thimonier *et al.* 1994; Van Calster *et al.* 2007), anebo se nemění (Taverna *et al.* 2005; Keith *et al.* 2009; Verheyen *et al.* 2012). Výsledky mohou být zatíženy vlivem badatelů, kteří výzkum v různých časech provádějí, a jejich rozdílným úsilím průzkumu ploch (Archaux *et al.* 2006). Během nového průzkumu byla plocha prohledána s maximálním úsilím objevit pokud možno všechny přítomné druhy. Nárůst počtu druhů na plochách v této studii také může poukazovat na to, že V. Samek pravděpodobně preferenčně neumísťoval plochy na místa s vyšším počtem druhů, jak je tomu běžné v tradiční fytocenologii (Hédli 2007), a skutečný nárůst se tedy mohl snáze projevit.

Beta-diverzita v území Českého krasu se signifikantně snížila. Plochy jsou si nyní, co se týče druhového složení, vzájemně podobnější. Tento pokles druhové bohatosti indikuje taxonomickou homogenizaci bylinné vegetace (McKinney & Lockwood 1999; Rooney *et*

al. 2004). Ztráta taxonomické diverzity v listnatých nížinných lesích byla pozorována v řadě studií založených na opakování starých fytoocenologických snímků (Wiegmann & Waller 2006; Van Calster *et al.* 2007; Rogers *et al.* 2008; Naaf & Wulf 2010), nebo chronosekvencí (Bartha *et al.* 2008). Vzdělání podobnosti stanovišť je shodně zachycován v nížinných lesích, ale i v jiných typech společenstev a u jiných než rostlinných druhů organismů (Olden *et al.* 2004).

Lesní stanoviště v Českém krasu jsou si nyní navzájem podobnější, složení jejich vegetace je celkově méně heterogenní. Snížení druhové beta-diverzity a celková homogenizace patrně přímo souvisí s poklesem heterogenity stanovišť po změně lesního managementu, tak jak je uvažováno i v jiných oblastech (Van Calster *et al.* 2007; Hédli *et al.* 2010). Dřívější podoba lesních území byla pestrá mozaika různověkových pařezin se širokou škálou mikroklimatických podmínek ovlivněných především různě otevřeným korunovým zápojem (Ash & Barkham 1976; Decocq *et al.* 2005). Lesy se převodem na vysoký les v posledním století staly vzájemně podobnější s hustějším zápojem a srovnatelnými mikroklimatickými podmínkami, tedy došlo ke strukturní homogenizaci lesa (Rackham 2006, 2008). Na sjednocení podmínek na stanovištích může mít vliv i všudypřítomná eutrofizace prostředí (Gilliam 2006; Hofmeister *et al.* 2009), ke které přispívá jednak hromadění biomasy po změně hospodářského režimu a jednak atmosférický spad dusíkatých látek (Bobbink *et al.* 1998, 2010; Hofmeister *et al.* 2004).

Výsledky této studie doplňují celkový obraz změn v nížinných lesích. Došlo k nepatrnému snížení celkové druhové bohatosti v rámci území, jednotlivé plochy jsou však druhově bohatší než dříve. V literatuře není patrný jasný trend, co se týče výsledků výzkumů změn alfa- a gama-diverzity, studie se však shodují v poklesu beta-diverzity a celkové homogenizace daných území, jež může nasvědčovat rozsáhlému systematickému procesu napříč kontinenty.

4.2.3. Změna druhového složení

Celková změna vegetace je způsobena změnou na úrovni druhů. Téměř u čtvrtiny druhů se průkazně změnil výskyt v čase, ke stejnému výsledku došli v podobném území s teplomilnou lesní vegetací na Děvině Kopecký *et al.* (2013). Počet druhů, které signifikantně v čase ubývají, je mírně vyšší než druhů přibývajících. Tento výsledek je taktéž ve shodě s jinými pracemi (Keith *et al.* 2009). V teplomilných lesích na Děvině byl však nepoměr mezi ubývajícími a přibývajícími druhy mnohem výraznější než v Českém krasu (Kopecký *et al.* 2013).

Ubývající druhy jsou především druhy světlomilné, např. *Veronica chamaedrys* agg., *Trifolium alpestre*, *Euphorbia cyparissias*, *Ajuga genevensis*, *Achillea millefolium* agg., *Clinopodium vulgare*, *Securigera varia*. Zároveň to jsou často druhy s nízkými nároky na vlhkost, kromě již výše zmíněných např. *Anthericum ramosum* a *Teucrium chamaedrys*. Mezi ubývajícími druhy jsou také nejednou zastoupeny graminoidy – *Avenella flexuosa*, *Festuca ovina*, *F. heterophylla*, *Melica nutans+picta* nebo *Carex digitata*.

Naopak mezi přibývajícími jsou druhy stínomilné nebo zástin snášející, např. *Sanicula europea*, *Geum urbanum*, *Viola mirabilis* a semenáče stromů *Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Ulmus glabra*. Většina zmíněných přibývajících druhů jsou zároveň také rostliny vázané na větší vlhkost prostředí. Mezi přibývajícími druhy je zřetelné zastoupení druhů živinově bohatých stanovišť a ruderálních druhů – *Alliaria petiolata*, *Galium aparine*, *Elymus caninus*, *Chaerophyllum temulum* a semenáčů dřevin, které svým opadem přispívají k další eutrofizaci *F. excelsior*, *U. glabra* a *A. pseudoplatanus* (Hölscher *et al.* 2001; Hofmeister *et al.* 2004). Vlivy eutrofizace způsobené opadem stromů v rámci Českého krasu zkoumal Hofmeister *et al.* (2002, 2004). V úvodu zmíněný vliv vysoké zvěře, který může působit na vegetaci jako klíčový faktor okusem zmlazení a zvýhodňováním druhů, které jsou na pastvu přizpůsobeny (Wiegmann & Waller 2006; Corney *et al.* 2008; Rogers *et al.* 2008; Hédrl *et al.* 2010), se zde neprojevil. Naopak, graminoidy ubývají a semenáče dřevin zvyšují svoji četnost.

Jako shrnutí lze říci, že je pozorován celkový úbytek druhů otevřených stanovišť a raně sukcesních stadií na úkor druhů pozdní sukcese. Ve studiích zkoumajících změnu vegetace po přechodu od pařezení k pěstování vysokého lesa vychází obdobné výsledky – např. Barkham (1992), Thimonier (1992), Brunet *et al.* (1997), Corney *et al.* (2008), Rogers *et al.* (2008), Verheyen *et al.* (2012).

V plochách byl nyní také zachycen nižší počet ohrožených druhů než při původním výzkumu. Úbytek ohrožených druhů byl zaznamenán v nížinných lesích jak u nás (Hédrl *et al.* 2010), tak i v zahraničí (Wiegmann & Waller 2006). Zřetelně však narostl počet zavlečených nepůvodních druhů. Nejvíce narostl výskyt především neofytní *Impatiens parviflora*, která se v původní studii vůbec nevyskytovala a nyní byla zachycena celkem v 19 plochách. Rychlý nástup netýkavky malokvěté je patrný prakticky všude v oblastech nížinných lesů v České republice (Sádlo *et al.* 2007), včetně obou pálavských lokalit s opakovaným snímkováním, tedy Děvína a Milovického lesa (R. Hédrl, osobní sdělení). Dalšími druhy zavlečenými druhy jsou např. dřeviny *Quercus rubra*, *Juglans regia*,

Robinia pseudacacia. Jako jeden z projevů taxonomické homogenizace je považována ztráta původních druhů na úkor široce rozšířených nepůvodních (Taverna *et al.* 2005; Wiegmann & Waller 2006; Rogers *et al.* 2008). V případě lesů Českého krasu však nebyl příliš výrazný nárůst nepůvodních a úbytek původních domácích druhů zaznamenán. Zavlečené druhy doplnily, ale zřejmě výrazně nepřeměnily původní společenstva.

4.2.4. Změna podmínek prostředí

Analýza funkčních druhových vlastností podpořila výše uvedená tvrzení o ubývání druhů otevřených stanovišť. Proměnná, která charakterizuje změnu v čase u konkrétních druhů, byla použita jednak absolutní změna a jednak relativní změna druhové frekvence. Každé vyjádření časové změny je trochu jiné, což ukázaly i rozdílné výsledky. Relativní změna druhové frekvence dává větší prostor vzácným druhům než absolutní změna.

Při testování druhových vlastností proti relativní změně frekvence je vidět jasné ubývání nelesních druhů a přibývání druhů lesních, stejně jako zaznamenali např. von Oheimb & Brunet (2007) nebo (Kopecký *et al.* 2013). Druhá analýza vlastností využívající absolutní změnu frekvence ukázala přibývání jarních druhů a druhů s velkou specifickou listovou plochou a naopak ubývání druhů s menší specifickou listovou plochou. V lesní vegetaci se vlivem zapojování stromových korun více prosazují druhy, které jsou přizpůsobené na zástin a specifické podmínky dané opadavostí korunového zápoje. Adaptace na omezený přístup světla spočívá v posunu fenologických fází do časnějšího jara, kdy nejsou koruny stromů ještě zcela zapojeny, a také ve větší listové ploše, která rostlinám umožňuje dostatečný přísun slunečního záření i v zastíněných podmínkách (Dahlgren *et al.* 2006; Kopecký *et al.* 2013). Nárůst počtu jarních druhů zaznamenal Brewer (1980), ale pokles naopak von Oheimb & Brunet (2007).

Pokles intenzity světla naznačuje i rozdíl v průměrných Ellenbergových indikačních hodnotách pro světlo. Ačkoli při použití korekce podle Zeleného a Schafferse (2012) s abundančními daty nevyšel rozdíl mezi starými a novými snímky průkazně, při použití presenčně-absenčních dat byl rozdíl v EIH pro světlo průkazný ($p < 0.05$). Změna ve vlhkosti prostředí nebyla přímo prokázána, avšak z jiných studií je patrné, že zapojení stromových korun a omezení přístupu světla a tepla omezuje evapotranspiraci z podrostu a prostředí je vlhčí (Decocq *et al.* 2005; Hédli *et al.* 2010) a naopak při otevření korun se vlhkost snižuje (Hédli 2004).

Trend nárůstu živin v prostředí ukazuje těsná korelace EIH pro živiny s gradientem času na ordinačním diagramu. Průkazné také vyšlo srovnání průměrných EIH, v prostředí

se množství dostupných živin zvýšilo. Trend eutrofizace je v nížinných lesích velmi častý (Bobbink *et al.* 1998; Van Calster *et al.* 2007; Keith *et al.* 2009). Přispívají k němu dva faktory, jejichž působení začalo přibližně ve stejnou dobu a nelze je od sebe zcela oddělit. Je to jednak atmosférická depozice dusíku, která se od poloviny dvacátého století zdvojnásobila (Falkengren-Grerup 1995; Dentener *et al.* 2006), a jednak změna hospodářského režimu (Rackham 2008; Verheyen *et al.* 2012). Na rozdíl od dřívějšího intenzivního odstraňování biomasy, nyní organická hmota v prostředí zůstává a hromadí se (Dzwonko & Gawroński 2002). K eutrofizaci také přispívá již zmíněné větší zastoupení dřevin, které vyžadují více živin v prostředí Hofmeister *et al.* (2002, 2004).

Půdní reakce má zásadní vliv na diverzitu (Brunet *et al.* 1997; Hofmeister *et al.* 2009) a proto vzrůst půdní acidity je považován za jeden z důležitějších faktorů měnící podobu lesní vegetace (Falkengren-Grerup 1995). Na území Českého krasu se vliv acidifikace za posledních padesát let neprojevil. V EIH pro půdní reakci nebyl zaznamenán rozdíl. Roli zde pravděpodobně hraje vápenaté podloží oblasti, které může projevy acidifikace pufrovat (Thimonier *et al.* 1994). V jiných územích jsou však změny způsobené acidifikací půdy zaznamenané (Hédl 2004; Van Calster *et al.* 2007). Roli zde hraje atmosférické depozice sloučenin a jednak lesní sukcese a hromadění dusíku v prostředí, které přispívá k acidifikaci půdy (Bobbink *et al.* 1998; De Schrijver *et al.* 2006).

V Ellenbergových indikačních hodnotách kontinentality a teploty nebyl zachycen rozdíl. Na území Českého krasu změna nebyla předpokládána. Změny těchto veličin jsou pravděpodobně spíše zachytitelné na větších prostorových škálách.

4.2.5. Důsledky pro management

Lesní vegetace Českého krasu, stejně jako jiných oblastí nížinných lesů, se prokazatelně mění. Předpoklad je, že změny podmínek v lesích neovlivňují pouze vegetaci. V literatuře je hojně zmiňován extrémní pokles početnosti a diverzity různých druhů bezobratlých (Spitzer *et al.* 2008) vázaných na tradičně obhospodařované lesy, kteří nyní přežívají jen v posledních zbytcích lokálně pařezaných lesů – např. motýli (Konvička *et al.* 2007) nebo brouci (Vodka *et al.* 2008). Zásadní poklesy diverzity bezobratlých mohou být pozorovány díky jejich rychlému populační obratu a tím pádem rychlým reakcím na změny prostředí. Rostliny naopak mohou mít odpověď velmi dlouhou, kterou zachytíme jen s velikými obtížemi. Jedinci mohou na stanovištích stále být přítomni díky jejich dlouhověkosti, i přes to, že podmínky již nejsou vhodné pro jejich úspěšnou reprodukci

nebo přežívání semenáčků (Inghe & Tamm 1988). Změny v Českém krasu tak mohou mít v reálu větší projevy, než bylo zjištěno.

Ke snaze o zvrácení či zpomalení probíhajících trendů by mohlo přispět obnovení výmladkového způsobu hospodaření, které je v literatuře hojně zmiňováno (Peterken 1993; Baeten *et al.* 2009; Verheyen *et al.* 2012). Přiměřené zvýšení intenzity managementu a znovutevření korunového zápoje by napomohlo větší diverzitě abiotických podmínek (Barkham 1992; Mason & Macdonald 2002) a tím pádem i možným zvýšením diverzity a heterogenity druhového složení oblasti (Brunet *et al.* 1997; Hofmeister *et al.* 2009). Zlepšení kvality světelných podmínek a cyklický disturbanční režim by podpořil dlouhodobé přežívání nyní mizících světlomilných druhů otevřených stanovišť a raně sukcesních stádií (Decocq *et al.* 2005; Spitzer *et al.* 2008). Kromě zachování přírodních hodnot by mělo obnovení pařezení, jakožto dlouhodobého tradičního managementu v oblasti, i kulturní a estetický efekt.

V literatuře jsou však zmiňovány možné negativní dopady znovutevření lesů, především ve spojitosti s velkým množstvím nahromaděných živin v prostředí (Kopecký *et al.* 2013). Větší přísun světla a tepla podpoří dekompozici naakumulované organické hmoty, z čehož budou profitovat především druhy živinově bohatých stanovišť a ruderální druhy, které mohou kompetičně vyloučit zájmové druhy vázané na nízký les. Je možné, že se efekt naakumulovaných živin v prostředí nížinných lesů ještě zcela neprojevil právě díky vyššímu zastínění podrostu. Verheyen *et al.* (2012) mluví dokonce o „dusíkové časové bombě“, která se projeví až při znovutevření lesů. Limitujícím faktorem prostředí se pravděpodobně stane půdní fosfor (Hofmeister *et al.* 2002). Toto jsou však vlivy, které ještě nebyly zcela prozkoumány. Je zapotřebí dalších výzkumů z různých regionů a následné shrnující metaanalýzy.

Český kras i jiné oblasti chráněné pro důvod velké diverzity a jedinečnosti území prochází velkými změnami. Ty v některých územích již mají (České Středohoří, Pálava), v jiných by brzy mohly mít (Český kras) zásadní vliv na druhové složení a diverzitu vegetace těchto ekosystémů. Pokud chceme zachovat jedinečný charakter nížinných lesů, který byl dlouhodobě člověkem ovlivňován, je nutné se o jejich vývoj a změny nadále zajímat, zkoumat a navrhnout možná řešení. Jako vhodný přístup se jeví obnova výmladkového hospodaření na části plochy lesů s cennými druhy a vegetací.

5. Závěr

Práce odpověděla na položené otázky následovně:

Změnila se vegetace bylinného patra lesů v Českém krasu za posledních 50 let?

- Vegetace bylinného patra zkoumaných lesů se průkazně změnila.

Pokud ano, jaký je charakter proběhlých změn?

- Pozorované změny vegetace jsou v hlavních rysech podobné jako změny vegetace nížinných lesů jinde v Evropě. Do výsledků se však promítají i specifické lokální podmínky.
- Po ukončení výmladkového způsobu hospodaření kolem poloviny 20. století se změnila struktura lesů. Z mozaiky věkově různorodých pařezin se stal víceméně homogenní vzrostlý les. Homogenizace stanovišť pak s sebou přinesla snížení beta-diverzity ve druhovém složení, která naznačuje taxonomickou homogenizaci vegetace.
- Celkový počet zaznamenaných druhů mírně poklesl, avšak průměrný počet druhů na snímku vzrostl. Spíše než ke ztrátě diverzity došlo k obměně druhového složení vegetace.
- Zapojení stromových korun proměnilo mikroklima v podrostu a snížilo přísun světla. Silně se projevila eutrofizace (nárůst dusíku) ať už vlivem sukcese lesa, nebo vlivem atmosférických depozic.

Které druhy změnily svou četnost v čase? Mají tyto druhy stejné či podobné funkční znaky?

- Téměř čtvrtina druhů průkazně změnila svou četnost.
- Silně ubyly světlomilné druhy otevřených stanovišť s malou listovou plochou a druhy raně sukcesních stadií, graminoidy i ostatní byliny. Naopak narostly druhy adaptované na vyšší zástín s velkou specifickou listovou plochou a vyžadující větší množství živin. Narostl počet nitrofilních a ruderálních druhů, přibýlo i zmlazení dřevin.
- Přibýly také druhy jarní fenofáze, což lze interpretovat jako posun lesních ekosystémů do stadia pokročilé sukcese.

Jak významný je vliv nepřesné lokalizace původní plochy?

- Potenciální chyba vlivem nepřesné lokalizace ploch se vůči časové změně ukázala zanedbatelná. Použití opakovaného snímkování k interpretacím časových změn se jeví vhodné i ve společenstvech listnatých lesů.
- Pozorovanou časovou změnu pravděpodobně částečně ovlivnily meziroční změny ve vegetaci.

6. Seznam literatury

Anderson, M.J., Ellingsen, K.E. & McArdle, B.H. (2006). Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology letters*, 9, 683–93.

Anonymus. (1996). Vyšší geomorfologické jednotky České republiky. Český ústav zeměměřičský a katastrální, Praha.

Archaux, F., Gosselin, F., Bergès, L. & Chevalier, R. (2006). Effects of sampling time, species richness and observer on the exhaustiveness of plant censuses. *Journal of Vegetation Science*, 17, 299.

Ash, J.E. & Barkham, J.P. (1976). Changes and Variability in the Field Layer of a Coppiced Woodland in Norfolk, England. *The Journal of Ecology*, 64, 697.

Baeten, L., Bauwens, B., De Schrijver, A., De Keersmaecker, L., Van Calster, H., Vandekerckhove, K., et al. (2009). Herb layer changes (1954–2000) related to the conversion of coppice-with-standards forest and soil acidification. *Applied Vegetation Science*, 12, 187–197.

Bakker, J., Olff, H., Willems, J. & Zobel, M. (1996). Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science*, 7, 147–156.

Barbier, S., Gosselin, F. & Balandier, P. (2008). Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved — A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 254, 1–15.

Barkham, J.P. (1992). The effects of management on the ground flora of ancient woodland, Brigsteer Park Wood, Cumbria, England. *Biological Conservation*, 167–187.

Bartha, S., Merolli, A., Campetella, G. & Canullo, R. (2008). Changes of vascular plant diversity along a chronosequence of beech coppice stands, central Apennines, Italy. *Plant Biosystems*, 142, 572–583.

Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1997). *Ekologie. Jedinci, populace, společenstva*. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc.

De Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., et al. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2873–2893.

Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., et al. (2010). Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications*, 20, 30–59.

Bobbink, R., Hornung, M. & Roelofs, J.G.M. (1998). The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology*, 86, 717–738.

- Borůvka, L., Mládková, L. & Drábek, O. (2005). Factors controlling spatial distribution of soil acidification and Al forms in forest soils. *Journal of Inorganic Biochemistry*, 99, 1796–1806.
- Brasier, C.M. (1991). *Ophiostoma novo-ulmi* sp. nov., causative agent of current Dutch elm disease pandemics. *Mycopathologia*, 115, 151–161.
- Braun-Blanquet, J. (1928). *Pflanzensoziologie*: J. Springer.
- Brewer, R. (1980). A half-century of changes in the herb layer of a climax deciduous forest in Michigan. *Journal of Ecology*, 68, 823–832.
- Brunet, J., Falkengren-Grerup, U., Rühling, Å. & Tyler, G. (1997). Regional differences in floristic change in South Swedish oak forests as related to soil chemistry and land use. *Journal of Vegetation Science*, 8, 329–336.
- Bunn, W. a., Jenkins, M. a., Brown, C.B. & Sanders, N.J. (2009). Change within and among forest communities: the influence of historic disturbance, environmental gradients, and community attributes. *Ecography*, 1–10.
- Bürgi, M., Hersperger, A.M. & Schneeberger, N. (2004). Driving forces of landscape change – current and new directions. *Landscape Ecology*, 19, 857–868.
- De Cáceres, M. & Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*, 90, 3566–74.
- Van Calster, H., Baeten, L., De Schrijver, A., De Keersmaeker, L., Rogister, J.E., Verheyen, K., et al. (2007). Management driven changes (1967–2005) in soil acidity and the understorey plant community following conversion of a coppice-with-standards forest. *Forest Ecology and Management*, 241, 258–271.
- Van Calster, H., Baeten, L., Verheyen, K., De Keersmaeker, L., Dekeyser, S., Rogister, J.E., et al. (2008). Diverging effects of overstorey conversion scenarios on the understorey vegetation in a former coppice-with-standards forest. *Forest Ecology and Management*, 256, 519–528.
- Corney, P.M., Kirby, K.J., Le Duc, M.G., Smart, S.M., McAllister, H. a. & Marrs, R.H. (2008). Changes in the field-layer of Wytham Woods - assessment of the impacts of a range of environmental factors controlling change. *Journal of Vegetation Science*, 19, 287–298.
- Cowling, E.B. (1989). Recent Changes in Chemical Climate and Related Effects on Forests in North America and Europe. *Ambio*, 18, 167–171.
- Dahlgren, J.P., Eriksson, O., Bolmgren, K., Strindell, M. & Ehrlén, J. (2006). Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession. *Journal of Vegetation Science*, 17, 577–582.
- De'ath, G. & Fabricius, K.E. (2000). Classification and Regression Trees : A Powerful Yet Simple Technique for Ecological Data Analysis. *Ecology*, 81, 3178–3192.

- Debussche, M., Debussche, G., Lepart, J. & Debussche, G. (2001). Changes in the Vegetation of *Quercus pubescens* Woodland after Cessation of Coppicing and Grazing. *Journal of Vegetation Science*, 12, 81.
- Decocq, G., Aubert, M., Dupont, F., Bardat, J., Wattez-Franger, A., Saguez, R., et al. (2005). Silviculture-driven vegetation change in a European temperate deciduous forest, 62, 313–323.
- Dentener, F., Stevenson, D., Ellingsen, K., Van Noije, T., Schultz, M., Amann, M., et al. (2006). The Global Atmospheric Environment for the Next Generation. *Environmental Science and Technology*, 40, 3586–3594.
- Diekmann, M. (2003). Basic and Applied Ecology Species indicator values as an important tool in applied plant ecology – a review, 506, 493–506.
- Diekmann, M. & Dupré, C. (1997). Acidification and eutrophication of deciduous forests in northwestern Germany demonstrated by indicator species analysis. *Journal of Vegetation Science*, 8, 855–864.
- Dodd, M., Silvertown, J., Mcconway, K., Potts, J. & Crawley, M. (1995). Community Stability : A 60-Year Record of Trends and Outbreaks in the Occurrence of Species in the Park Grass Experiment. *Journal of Ecology*, 83, 277–285.
- Domin, K. (1904). České Středohoří. Fytogeografická studie. Královská česká společnost nauk. 16th edn. Královská česká společnost nauk.
- Dzwonko, Z. & Gawroński, S. (2002). Effect of litter removal on species richness and acidification of a mixed oak-pine woodland. *Biological Conservation*, 106, 389–398.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulißen, D. (1992). Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, 18, 1–248.
- Erisman, J.W. & Draaijers, G. (2003). Deposition to forests in Europe : most important factors influencing dry deposition and models used for generalisation. *Environmental Pollution*, 124, 379–388.
- Falkengren-Grerup, U. (1995). Long-term changes in flora and vegetation in deciduous forests of southern Sweden. *Ecological Bulletins*, 215–226.
- Fischer, M. & Stöcklin, J. (1997). Local Extinctions of Plants in Remnants of Extensively Used Calcareous Grasslands 1950 -1985. *Conservation Biology*, 11, 727–737.
- Gilliam, F.S. (2006). Response of the herbaceous layer of forest ecosystems to excess nitrogen deposition. *Journal of Ecology*, 1176–1191.
- Gilliam, F.S. (2007). The Ecological Significance of the Herbaceous Layer in Temperate Forest Ecosystems. *BioScience*, 57, 845–858.

Grime, J.P. (1979). Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. 2. edn. Wiley, New York.

Härdtle, W., Von Oheimb, G. & Westphal, C. (2003). The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *Forest Ecology and Management*, 182, 327–338.

Hédl, R. (2004). Vegetation of beech forests in the Rychlebské Mountains, Czech Republic, re-inspected after 60 years with assessment of environmental changes. *Plant Ecology (formerly Vegetatio)*, 170, 243–265.

Hédl, R. (2005). Sledování změn vegetace. In: Ukazatele změn biodiverzity (ed. Vačkář, D.). Academia, Praha, pp. 171–194.

Hédl, R. (2007). Is sampling subjectivity a distorting factor in surveys for vegetation diversity? *Folia Geobotanica*, 42, 191–198.

Hédl, R., Kopecký, M. & Komárek, J. (2010). Half a century of succession in a temperate oakwood: from species-rich community to mesic forest. *Diversity and Distributions*, 16, 267–276.

Hédl, R., Petřík, P. & Boublík, K. (2011). Long-term patterns in soil acidification due to pollution in forests of the Eastern Sudetes Mountains. *Environmental Pollution*, 159, 2586–2593.

Hédl, R. & Szabó, P. (2010). Hluboké hvozdy, nebo pokřivené křoví? *Vesmír*, 2–6.

Hennekens, S.M. & Schaminée, J.H.J. (2001). TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science*, 589–591.

Hierl, L. a, Franklin, J., Deutschman, D.H., Regan, H.M. & Johnson, B.S. (2008). Assessing and prioritizing ecological communities for monitoring in a regional habitat conservation plan. *Environmental management*, 42, 165–79.

Hill, M.O. (1979). TWINSpan : a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. *Ecology and Systematics*, Cornell University, NY, Ithaca.

Hobbs, R.J. (1997). Can we use plant functional types to describe and predict responses to environmental change. In: Plant functional types. Their relevance to ecosystem properties and global change. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 66–90.

Hofmeister, J., Hošek, J., Modrý, M. & Roleček, J. (2009). The influence of light and nutrient availability on herb layer species richness in oak-dominated forests in central Bohemia. *Plant Ecology*, 205, 57–75.

Hofmeister, J., Mihaljevic, M. & Hosek, J. (2004). The spread of ash (*Fraxinus excelsior*) in some European oak forests: an effect of nitrogen deposition or successional change? *Forest Ecology and Management*, 203, 35–47.

- Hofmeister, J., Mihaljevič, M., Hošek, J. & Sádlo, J. (2002). Eutrophication of deciduous forests in the Bohemian Karst (Czech Republic): the role of nitrogen and phosphorus. *Forest Ecology and Management*, 169, 213–230.
- Hölscher, D., Schade, E. & Leuschner, C. (2001). Basic and Applied Ecology Effects of coppicing in temperate deciduous forests on ecosystem nutrient pools and soil fertility. *Basic and Applied Ecology*, 164, 155–164.
- Holub, J. & Procházka, F. (2000). Red List of vascular plants of the Czech Republic – 2000. *Preslia*, 72, 187–230.
- Honnay, O., Jacquemyn, H., Bossuyt, B. & Hermy, M. (2005). Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. *New Phytologist*, 723–736.
- Hothorn, T., Hornik, K. & Zeileis, A. (2004). Unbiased Recursive Partitioning : A Conditional Inference Framework. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 15, 1–16.
- Chlupáč, I. (1974). Geologický podklad Českého krasu. *Bohemia Centralis*, 58–79.
- Chytrý, M. & Danihelka, J. (1993). Long-term Changes in the Field Layer of Oak and Oak-hornbeam Forests under the Impact of Deer and Mouflon. *Folia Geobotanica*, 28, 225–245.
- Chytrý, M., Kučera, T. & Kočí, M. (2001). Katalog biotopů České republiky. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.
- Chytrý, M. & Rafajová, M. (2003). Czech National Phytosociological Database : basic statistics of the available vegetation-plot data. *Preslia (Prague)*, 75, 1–15.
- Chytrý, M., Tichý, L., Hennekens, S.M. & Schaminée, J.H.J. (2013). Assessing vegetation change using vegetation-plot databases : a risky business e. *Applied Vegetation Science*, 1–10.
- Inghe, O. & Tamm, C.O. (1988). Survival and Flowering of Perennial Herbs. The behaviour of *Hepatica nobilis* and *Sanicula europaea* on permanent plots during 1943–1981. *Oikos*, 51, 203.
- Jamrichová, E., Szabó, P., Hédli, R., Kuneš, P., Bobek, P. & Pelánková, B. (2013). Continuity and change in the vegetation of a Central European oakwood. *The Holocene*, 23, 46–56.
- Johnson, E. a & Miyanishi, K. (2008). Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology letters*, 11, 419–31.
- Keith, S. a, Newton, A.C., Morecroft, M.D., Bealey, C.E. & Bullock, J.M. (2009). Taxonomic homogenization of woodland plant communities over 70 years. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 276, 3539–44.

- Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., et al. (2008). The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 96, 1266–1274.
- Klimeš, L. (2003). Scale-dependent variation in visual estimates of grassland plant cover. *Journal of Vegetation Science*, 14, 815–821.
- Klimeš, L., Dančák, M., Hájek, M., Jongepierová, I. & Kučera, T. (2001). Scale-dependent biases in species counts in a grassland. *Journal of Vegetation Science*, 12, 699–704.
- Klotz, S., Kühn, I. & Durka, W. (2002). BIOFLOR - Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. *Schriftenreihe für Vegetationskunde*, 38, 1–334.
- Konvička, M., Novák, J., Beneš, J., Frič, Z., Bradley, J., Keil, P., et al. (2007). The last population of the Woodland Brown butterfly (*Lopinga achine*) in the Czech Republic: habitat use, demography and site management. *Journal of Insect Conservation*, 12, 549–560.
- Kopáček, J. & Veselý, J. (2005). Sulfur and nitrogen emissions in the Czech Republic and Slovakia from 1850 till 2000. *Atmospheric Environment*, 39, 2179–2188.
- Kopecký, M., Hédli, R. & Szabó, P. (2013). Non-random extinctions dominate plant community changes in abandoned coppices. *Journal of Applied Ecology*, 50, 79–87.
- Kubát, K., Hroudá, L., Chrtek, J. jun., Kirschner, J., Štěpánek, J. & [eds.]. (2002). *Klíč ke květeně České republiky*. Academia.
- Kwiatkowska, A.J. (1994). Changes in the species richness, spatial pattern and species frequency associated with the decline of oak forest. *Vegetatio*, 112, 171–180.
- Lameire, S., Hermy, M. & Honnay, O. (2000). Two decades of change in the ground vegetation of a mixed deciduous forest in an agricultural landscape. *Journal of Vegetation Science*, 11, 695–704.
- Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P. a, De Ruffray, P. & Brisse, H. (2008). A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science (New York, N.Y.)*, 320, 1768–71.
- Lepš, J. & Hadincová, V. (1992). How reliable are our vegetation analyses? *Journal of Vegetation Science*, 3, 119–124.
- Likens, G.E., Driscoll, C.T. & Buso, D.C. (1996). Long-Term Effects of Acid Rain : Response and Recovery of a Forest Ecosystem. *Science*, 272, 244–246.
- Ložek, V. (2011). *Zrcadlo minulosti. Česká a slovenská krajina v kvartéru*. 2. edn. Dokořán, Praha.

- Ložek, V., Kubíková, J. & Špryňar, P. (2005). Střední Čechy. In: Chráněná území ČR, svazek XIII (eds. Mackovčin, P. & Sedláček, M.). Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a EkoCentrum Brno, Praha, p. 904.
- Mason, C.F. & Macdonald, S.M. (2002). Responses of ground flora to coppice management in an English woodland – a study using permanent quadrats. *Biodiversity and Conservation*, 1773–1789.
- Matoušek, V. (1993). Vývoj vztahu člověka ke krajině Českého krasu od neolitu do raného středověku (předběžný nástin). *Bohemia Centralis*, 22, 127–148.
- McKinney, M. & Lockwood, J. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in ecology & evolution*, 14, 450–453.
- Mráz, K. & Samek, V. (1957). Metodika typologického výzkumu lesů. Věd. práce VÚLHM-ČSAZV, 53–70.
- Naaf, T. & Wulf, M. (2010). Habitat specialists and generalists drive homogenization and differentiation of temperate forest plant communities at the regional scale. *Biological Conservation*, 143, 848–855.
- Novák, A. & Tlapák, J. (1974). Historie lesů v chráněné krajinné oblasti Český kras. *Bohemia Centralis*, 9–40.
- Von Oheimb, G. & Brunet, J. (2007). Dalby Söderskog revisited: long-term vegetation changes in a south Swedish deciduous forest. *Acta Oecologica*, 31, 229–242.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., et al. (2011). *vegan: Community Ecology Package*.
- Olden, J.D., Leroy Poff, N., Douglas, M.R., Douglas, M.E. & Fausch, K.D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, 19, 18–24.
- Persson, S. (1980). Succession in a South Swedish Deciduous Wood : A Numerical Approach. *Vegetatio*, 43, 103–122.
- Peterken, G. (1993). *Woodland Conservation and Management*. 2. edn. University Press, Cambridge.
- Porębska, G., Ostrowska, A. & Borzyszkowski, J. (2008). Changes in the soil sorption complex of forest soils in Poland over the past 27 years. *Science of the Total Environment*, 399, 105–112.
- Primack, R.B., Kindlmann, P. & Jersáková, J. (2001). *Biologické principy ochrany přírody*. Portál, Praha.
- Průša, E. (1974). Lesní typy Karlštejska a hospodářské zásady v nich. *Bohemia Centralis*, 141–151.

Pyšek, P., Sádlo, J. & Mandák, B. (2002). Catalogue of alien plants of the Czech Republic. *Preslia*, 74, 97–186.

R Development Core Team. (2011). R: A Language and Environment for Statistical Computing.

Rackham, O. (2006). *Woodlands*. 2nd edn. HarperCollins, London.

Rackham, O. (2008). Ancient woodlands: modern threats. *The New phytologist*, 180, 571–86.

Rogers, D. a., Rooney, T.P., Olson, D. & Waller, D.M. (2008). Shifts in southern Wisconsin forest canopy and understory richness, composition, and heterogeneity. *Ecology*, 89, 2482–92.

Rooney, T.P., Wiegmann, S.M., Rogers, D. a. & Waller, D.M. (2004). Biotic Impoverishment and Homogenization in Unfragmented Forest Understory Communities. *Conservation Biology*, 18, 787–798.

Ross, L., Woodin, S., Hester, A., Thompson, D. & Birks, H.J. (2010). How important is plot relocation accuracy when interpreting re-visitation studies of vegetation change? *Plant Ecology & Diversity*, 3, 1–8.

Sádlo, J., Chytrý, M. & Pyšek, P. (2007). Regional species pools of vascular plants in habitats of the Czech Republic. *Preslia*, 79, 303–321.

Samek, V. (1964). Lesní společenstva Českého krasu. *Rozpravy Československé akademie věd*, 74.

Shirreffs, D.A. (1985). Biological Flora of the Brotoosh Isles. *Journal of Ecology*, 73, 1005–1020.

De Schrijver, A., Mertens, J., Geudens, G., Staelens, J., Campforts, E., Luyssaert, S., et al. (2006). Acidification of forested podzols in North Belgium during the period 1950–2000. *The Science of the total environment*, 361, 189–95.

Spitzer, L., Konvicka, M., Benes, J., Tropek, R., Tuf, I. & Tufova, J. (2008). Does closure of traditionally managed open woodlands threaten epigeic invertebrates? Effects of coppicing and high deer densities. *Biological Conservation*, 141, 827–837.

Szabó, P. (2010). Driving forces of stability and change in woodland structure: A case-study from the Czech lowlands. *Forest Ecology and Management*, 259, 650–656.

Šamonil, P. (2007). Diverzita půd na vápencích Českého krasu: klasifikace půd a komparace klasifikačních systémů. *Bohemia Centralis*, 28, 7–30.

Taverna, K., Peet, R.K. & Phillips, L.C. (2005). Long-term change in ground-layer vegetation of deciduous forests of the North Carolina Piedmont, USA. *Journal of Ecology*, 202–213.

Theurillat, J.-P. & Guisan, A. (2001). Potential Impact of Climate Change on Vegetation in the European Alps : A Review. *Climatic Change*, 50, 77–109.

Thimonier, A. (1992). Floristic changes in the herb-layer vegetation of a deciduous forest in the Lorraine Plain under the influence of atmospheric deposition. *Forest Ecology and Management*, 55, 149–167.

Thimonier, A., Dupouey, J.L., Bost, F. & Becker, M. (1994). Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in North-East France. *New Phytologist*, 126, 533–539.

Tichý, L. (2002). JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science*, 13, 451–453.

Verheyen, K., Baeten, L., Frenne, P. De, Bernhardt-ro, M., Cornelis, J., Decocq, G., et al. (2012). Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. *Journal of Ecology*, 352–365.

Vodka, S., Konvička, M. & Čížek, L. (2008). Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. *Journal of Insect Conservation*, 13, 553–562.

Wiegmann, S. & Waller, D. (2006). Fifty years of change in northern upland forest understories: Identity and traits of “winner” and “loser” plant species. *Biological Conservation*, 129, 109–123.

Zelený, D. & Schaffers, A.P. (2012). Too good to be true: pitfalls of using mean Ellenberg indicator values in vegetation analyses.

Webové zdroje:

web 1: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR – Správa CHKO Český kras (30.7.2013)

http://www.ceskykras.ochranaprirody.cz/wps/portal/cs/cesky-kras/o-sprave-chko/!ut/p/c5/hc_LboMwEAXQL6psHuaxNNgYSNIACeKxqUhCLAdj6WqEr6-ZBe1ijqzPLqauaAFy6ruW_DuS2jVSVCD1nnbrnMfRciGzC8xTFY-dYodMTyKFm8efW-hxUsLB2VoQmb8k05By6U-LHcqchyuRGNOKCmmOYAyPpjpNmGCpjuN6SaWL6Nyb1kwwGNuNVyTUe0F-qznLJeuhAlTRiV6e3lhcfqFZlMr49TePJO189XIjhFNHyeVJGEmC4ef3Y22IldDdz79EKb2b__b7-7wyWAIXmM99uB9rOd-KLwfh4pjHA!!/dl3/d3/L2dBISEvZ0FBIS9nQSEh/

web 2: Česká geologická služba (30.7.2013)

http://www.geology.cz/app/ciselniky/lokalizace/show_map.php?mapa=g500&y=774384&x=1058216&r=50000&s=

web 3: Český hydrometeorologický ústav (30.7.2013)

http://www.chmi.cz/portal/dt?portal_lang=cs&menu=JSPTabContainer/P4_Historicka_data&last=false

web 4: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR – Správa CHKO Český kras (30.7.2013)

http://www.ceskykras.nature.cz/wps/portal/cs/cesky-kras/o-sprave-chko/!ut/p/c5/DcpLcoIwAADQs_QAThL-LGmDDoL8KZINwzdgkEChYDI9nbd9gIC3sdh6Wqw9H4sB3AFRcs8JdPksS_CiJwa

0bN1UwggjzZTBFRA68PI90-
9qUfFyo9go6SKEFBNZZXPm3GiAeqsKV2ZH8Ki__la8wjwPeiQJrJ0ibmPRp01JYE1
2co6zIEWwmGiYmPKMWjpbDOMPDXcnKiZcvNzbtj6eiuNan6uAH74WRy8r1l5Iyt
Tnpg0uP_pUMK5mIJLOaRpvZL97xZranzy4n37cSe_AxLKPf1QkHys!/?sentByLeftN
avigation=true

7. Přílohy

Seznam příloh

- Příloha 1: Seznam použitých druhových zkratk
- Příloha 2: Lokalizace snímků v původní studii (Samek 1964)
- Příloha 3: Hlavičková data opakovaných snímků
- Příloha 4: Tabulka druhových dat opakovaných snímků
- Příloha 5: Hlavičková data mnohonásobně opakovaných snímků
- Příloha 6: Tabulka druhových dat mnohonásobně opakovaných snímků